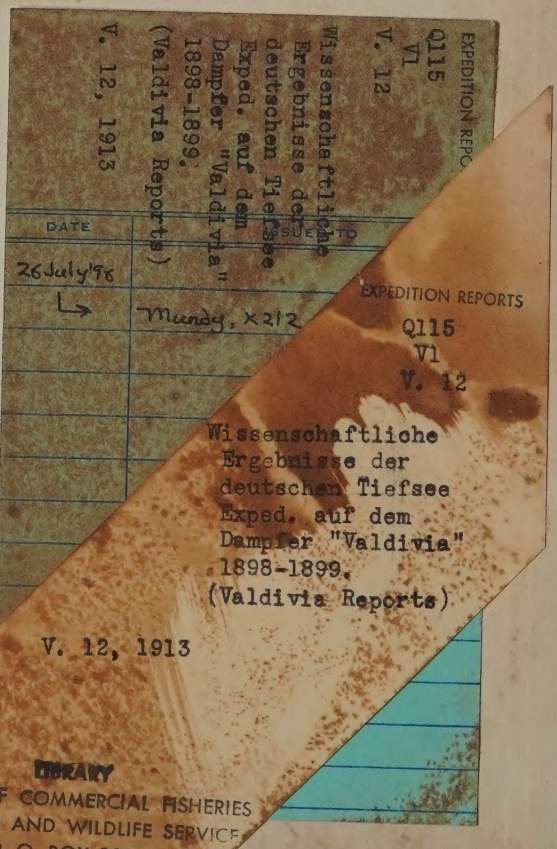
LIBRARY
FISH & WILDLIFE SERVICE
PACIFIC OCEANIC FISHERY
INVESTIGATIONS



LIBRARY
FISH & WILDLIFE SERVICE
PACIFIC OCEANIC FISHERY
INVESTIGATIONS

WISSENSCHAFTLICHE ERGEBNISSE

DER

DEUTSCHEN TIEFSEE-EXPEDITION

AUF DEM DAMPFER „VALDIVIA“ 1898-1899

IM AUFTRAGE DES REICHSAMTES DES INNERN

HERAUSGEGEBEN VON

CARL CHUN

PROFESSOR DER ZOOLOGIE IN LEIPZIG

LEITER DER EXPEDITION

ZWÖLFTER BAND

Mit 44 Tafeln, 3 Karten und 59 Abbildungen im Text

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1913

Q115
V1
V.12
1228

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Inhalt des zwölften Bandes.

Seite

Amphioxides. Von RICHARD GOLDSCHMIDT. Mit Tafel I—X und 10 Abbildungen und 1 Karte im Text 1

Doliolum. Von GÜNTHER NEUMANN. Mit Tafel XI—XXV, einer Karte und 20 Abbildungen im Text 93

Salpen der Deutschen Tiefsee-Expedition. Von C. APSTEIN. Mit Tafel XXVI—XXXII und 15 Abbildungen im Text 245

Die Pyrosomen der Deutschen Tiefsee-Expedition. Von G. NEUMANN. Mit Tafel XXXIII—XLIV, 1 Karte und 14 Abbildungen im Text 291

LIBRARY
FISH & WILDLIFE SERVICE
PACIFIC OCEANIC FISHERY
INVESTIGATIONS

Amphioxides.

Von

Dr. Richard Goldschmidt,
Privatdozent und 1. Assistent am Zoologischen Institute in München.

Mit Tafel I—X und 10 Abbildungen und 1 Karte im Text.

Deutsche Tiefsee-Expedition 1898—1899. Bd. XII.

Eingegangen den 10. August 1905

C. Chun.

Inhalt.

I. Teil.

Seite

1. Einleitung 5
2. Historisches 6
3. Lebensweise und Verbreitung 8
4. Aeußere Körperform und Uebersicht der Organisation 10
5. Die Flossensäume und ihre Stützsubstanzen 11
   a) Die Metapleuralfalten 11
   b) Die unpaaren Flossensäume 14
   c) Die mesenchymatösen Stützsubstanzen der Flossen 16
6. Die Chorda 19
7. Die Muskulatur 20
8. Die Cölotomräume der Schnauze 20
9. Das Nervensystem und die Sinnesorgane 22
10. Das Präoralorgan und die ventrale Rostralhöhle 24
11. Der Darmtraktus 27
    a) Mund und präoraler Darm 28
    b) Der Kiemendarm 31
    c) Der nutritorische Darm 40
12. Das Splanchnocöl 40
13. Das HATSCHEK'sche Nephridium und die Schwammkörper 42
14. Das Blutgefäßsystem 44
15. Die Geschlechtsorgane 45
16. Systematische Uebersicht der Arten 46

II. Teil.

1. Einleitung und Ueberblick der *Amphioxus*-Entwickelung 48
2. *Amphioxides* und *Amphioxus* 50
3. *Amphioxides* und die Cranioten 66
   a) Der Kiemendarm 66
   b) Die Segmentierung des Kopfes und damit zusammenhängende Probleme 77
4. Schluß 89
5. Litteraturverzeichnis 90

Errata.

Seite 38, Zeile 24 lies: wo sie **schwarz** eingetragen sind.
Seite 52, Zeile 13 von unten lies: Fig. **59**.
Seite 55, Zeile 7 lies: Fig. **59**.
Seite 56, Zeile 14 lies: Fig. **59**.

I. Teil.

1. Einleitung.

Im Laufe der letzten Jahrzehnte sind außer unserem klassischen ***Branchiostoma lanceolatum*** eine ganze Anzahl Acranier-Arten bekannt geworden, die in den verschiedensten Zonen der Erde gefunden wurden. So viel Interesse man a priori diesen Formen entgegenbringen mußte, so wenig Neues bieten sie uns doch. Denn die Merkmale, durch die sich die bisher bekannt gewordenen 19 Arten von dem *B. lanceolatum* unterscheiden, genügen zwar vollständig zu einer specifischen Trennung, lassen vielleicht auch die Unterscheidung verschiedener Genera rechtfertigen, bieten aber für das Verständnis der Organisation der Acranier nicht das geringste. Die einzige Art, für die seit ihrer Entdeckung durch Günther ein prinzipiell von dem Bau unseres *Amphioxus* abweichender Charakter angegeben wurde, nämlich das Fehlen des Tentakelapparates, ist *A. pelagicum*, dessen Bau aber, wie aus der folgenden historischen Uebersicht hervorgeht, so gut wie unbekannt ist. Das von der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelte Acraniermaterial, das mir von Herrn Prof. Dr. Chun auf meine Bitte in liebenswürdigster Weise zur Bearbeitung überlassen wurde, besteht nun ausschließlich aus dieser resp. naheverwandten Formen, für die Gill das Genus *Amphioxides* aufgestellt hatte. Und die Untersuchung des zum größten Teil hervorragend gut erhaltenen Materials ergab, daß wir hier zum erstenmal von unserem *Amphioxus* gänzlich abweichende Formen vor uns haben, die wir als eine überaus primitive Acranierfamilie ansehen müssen, als die primitivsten bisher bekannten Wirbeltiere, durch deren Kenntnis wir vor allem in den Stand gesetzt werden, die merkwürdige Metamorphose unseres *Amphioxus* zu verstehen, wie auch nach oben und unten im Tierreich die Anküpfung besser als bisher zu vollziehen.

Das mir vorliegende Material bestand aus 27 wohlerhaltenen Exemplaren, die sich auf 11 verschiedene Fundorte verteilen. Sie waren teils in Sublimat, teils in Osmiumgemischen, teils in Alkohol konserviert, und, wie gesagt, vielleicht mit Ausnahme von 3 oder 4 Stück, ausgezeichnet erhalten. Bei der geringen Größe der Formen konnte so die Untersuchung hauptsächlich an den Totalpräparaten, die eine Detailuntersuchung mit den stärksten Immersionssystemen erlaubten, durchgeführt werden. Es ergänzten sich dadurch in erfreulicher Weise die verschiedenen Fixierungsmethoden. Daneben waren für das Studium einzelner Organsysteme, besonders des Kiemendarms, Präparationen nötig, die sich nach Aufweichen in Wasser unter starken Lupen ganz gut ausführen ließen. Natürlich wurden auch frontale und Querschnittserien angefertigt. Auf Grund dieser Objekte glaube ich eine ziemlich vollständige Monographie dieser interessanten

Acranier, die die neue Familie **Amphioxididae** repräsentieren, geben zu können. Hoffentlich gelingt es aber auch bald, ältere Tiere als die mir vorliegenden, von denen leider keines ganz geschlechtsreif ist, zu erhalten, so daß Lücken, die bei der Beschreibung einzelner Organsysteme, wie besonders des Blutgefäßsystems und der Exkretionsorgane, nicht vermieden werden konnten, bald ausgefüllt werden. Es sei mir auch hier gestattet, Herrn Prof. Dr. CARL CHUN für sein freundliches Entgegenkommen, wie auch Herrn Prof. Dr. AUGUST BRAUER meinen herzlichen Dank auszusprechen, ebenso auch Herrn Dr. B. ZARNIK für die Ueberlassung von Vergleichsmaterial aus der *Amphioxus*-Entwickelung.

2. Historisches.

Im Jahre 1889 beschrieb GÜNTHER einen neuen Acranier, den die „Challenger"-Expedition in einem einzigen Exemplar erbeutet hatte. Er war bei einem Zug aus 1000 Faden Tiefe mitten im Pacifischen Ocean nördlich von Honolulu, weit entfernt von der nächsten Küste, gefangen worden. Das Exemplar war 10 mm lang und 1 mm hoch, besaß 67 Myotome, von denen 15 hinter dem Anus lagen; die Lage des Atrialporus konnte nicht festgestellt werden. Die Schwanzflosse ist hoch, paddelförmig und durch eine feine radiäre Streifung ausgezeichnet. Buccaltentakel fehlen vollständig; Gonaden waren nicht völlig entwickelt, erstrecken sich vom 1. bis 26. Myotom und bilden 2 Reihen in der Mittellinie des Körpers. Das Atrium erstreckt sich ein wenig hinter die angenommene Lage des Porus. GÜNTHER gab dieser Form den Namen *Branchiostoma pelagicum*. In ihrer Revision der Acranier erwähnt KIRKALDY (1895) die Form wieder und bemerkt dazu, daß GÜNTHER's Exemplar nachträglich von RAY LANKESTER auf Schnittserien untersucht worden sei, daß der schlechte Erhaltungszustand aber nichts Genaues erkennen ließ. Im gleichen Jahre stellte GILL (1895) für dies Exemplar das Genus *Amphioxides* auf mit der Diagnose: „Branchiostomids with bilateral(?) gonads, no rayed sympodium(?), low dorsal fin, expanded caudal membranes, and oral cirri aborted(?)", und bemerkt zu letzterem Charakter: „Buccal tentacles are absent according to GÜNTHER. If such is really the case and not the result of a failure in observation, the type is a very remarkable one and would be an exception to a general recognized character attributed to the family and even the order in the word ‚Cirrostomi'." Unter dem gleichen Namen wird die Art dann von DELAGE und HÉROUARD (1898) verzeichnet, die zu dem angeblichen Fehlen der Buccaltentakel bemerken: „Ce dernier charactère, s'il était confirmé légitimerait pour ce genre la création au moins d'un ordre particulier." Erst im Jahre 1903 wurde durch COOPER (1903) ein zweites Exemplar dieser Art beschrieben. Es war im Jahre 1888 von J. J. LISTER mitten im Indischen Ocean zwischen Madagaskar und Australien unter 21° 16' S. Br. und 80° 15' O. L. bei einem Dredgzug aus 800 Faden Tiefe erbeutet worden. Seine Länge war 21 mm. Ich bemerke, daß dies das größte bisher bekannte Exemplar ist. 60 Myotome konnten gezählt werden, aber nicht mit Sicherheit, da der Erhaltungszustand ein sehr schlechter war. Die stark entwickelten Schwanzflossen lassen mit Wahrscheinlichkeit auf eine pelagische Lebensweise schließen. Die Buccaltentakel scheinen in der Tat zu fehlen, ebenso scheint die Kiemenregion sehr klein zu sein. Mehr konnte bei dem schlechten Erhaltungszustand nicht festgestellt werden. Im gleichen Jahre lagen TATTERSALL (1903) 6 weitere Exemplare vor. Eins davon war im Indischen Ocean südöstlich von Sokotra, die

anderen zwischen den Malediven und dem Golf von Manaar gefangen, so daß an ihrer pelagischen Lebensweise kein Zweifel sein kann. Sie maßen zwischen 4,5 und 8,5 mm. Es wurden 65 Myotome gezählt. Buccaltentakel fehlen in der That, was bei einem pelagischen Tier aber ganz selbstverständlich sei. Weitere Beobachtungen ließ wieder der Erhaltungszustand nicht zu. Schließlich kam kürzlich wieder ein Exemplar zur Untersuchung durch PARKER (1904). Dieses Exemplar stammte von den Malediven bei Timarafuri, Kolumadulu Atoll, war zwischen 150 Faden Tiefe und der Oberfläche von AGASSIZ gefangen worden, und wird als „exceptionally well preserved" bezeichnet. Die Länge war 9 mm, die Höhe 0,8 mm. Die Schwanzflosse ist oval und dorsoventral symmetrisch und fein radiär gestreift. Der Bauchflosse fehlen die Flossenstrahlen, wie auch GÜNTHER angegeben hatte. Die Zahl der Myotome ist 67 und zwar mit der Formel $46 + 10 + 11 = 67$, da Atrioporus und Anus genau sichtbar waren. Die Gonaden bilden 2 Reihen rechts und links, sind aber in der Mittellinie so zusammengepreßt, daß sie eine einzige mittlere Reihe zu bilden scheinen. Durch die doppelte Gonadenreihe erweist sich die Art als unzweifelhaft zu *Branchiostoma* gehörig. Die Zahl der Gonaden ist 33 vom 1. bis 29. Myotom. Wahrscheinlich ist das Exemplar ein Männchen, doch waren die Gonaden nicht reif genug, um es mit Sicherheit festzustellen. (Was nicht weiter merkwürdig ist, da PARKER's Gonaden in Wirklichkeit die Kiemenbogen sind!) Es wird ferner bestätigt, daß die Buccaltentakel fehlen. Auch konnte keine Spur eines Kiemenapparates gefunden werden, der, wenn überhaupt vorhanden, sehr klein sein muß. „Possibly the small size and flattened form of this species, which must place very near the surface all the living substance in need of oxygen, may have been acquired in connection with a gradual loss of specialised respiratory organs in much the same way that many of our smaller salamanders seem to have lost their lungs." Schließlich muß erwähnt werden, daß COOPER (1903) eine ganze Anzahl gut erhaltener Exemplare dieser Art besaß, ihre Zugehörigkeit aber nicht erkannte und sie als pelagische Larven einer unbekannten Art beschrieb. Es waren ein Dutzend Exemplare, die südlich von Miladumadulu Atoll und im Fadifolu Atoll bei stürmischem Wetter in den Kanälen, die von der offenen See in die Atolllagunen führen, in 8—20 Faden Tiefe gefangen waren und jedenfalls vom Sturm von außen hereingetrieben wurden. Sie gehören alle derselben Species an, können aber zu keiner der dort lebenden Arten gestellt werden. Von den Larven unseres *Amphioxus* weichen sie vor allem durch den Bau des Kiemendarms ab. Die jüngste Larve maß 5,75 mm und hatte 60 Myotome und 14 ventral gelegene Kiemenspalten. Die präorale Grube ist groß und gut entwickelt. Das Endostyl ist nur als ein besonderer Epithelstreifen vor der gut entwickelten kolbenförmigen Drüse zu erkennen. Der Mund ist ein schmaler, links gelegener Spalt, das HATSCHEK'sche Nephridium liegt unter der Chorda und mündet in den Pharynx. Das Kiemenepithel springt zwischen den Kiemenspalten etwas vor und scheint in 2 Abschnitte geteilt, was aber vielleicht nur eine Folge der Konservierung ist. Das linke Hypopharyngealband entspringt direkt hinter dem Mund, das rechte hinter der kolbenförmigen Drüse. Sie erstrecken sich durch die ganze Länge des Pharynx und hören am Beginn des Darmes auf. In einem späteren Stadium mit ebenfalls 60 Myotomen ist das Endostyl vollständig entwickelt. Es liegt aber noch in seiner normalen Lage, woraus hervorgeht, daß noch eine Drehung des Pharynx stattfinden muß. Es sind 31 Kiemenspalten vorhanden, die eine hinter der anderen in der ventralen Mittellinie stehen. Von Zungenbalken oder sekundären Spalten ist keine Spur zu sehen. Die Brücken zwischen den Spalten sind lang

und schmal und daher deren Form unregelmäßig rechteckig. „It seems impossible that after such a late stage has been reached the secondary slits should arise by perforation in the usual place, especially now, that the metapleural folds have been well formed." Vielleicht stellen sie die Larven irgend einer pelagischen Form dar, deren andere Lebensweise eine andere Entwickelung bedingt. Es ist kaum begreiflich, daß COOPER nach dieser Beschreibung den wahren Sachverhalt nicht erkannte.

Ich selbst habe in einer vorläufigen Mitteilung (GOLDSCHMIDT, 1905 a) über die wichtigsten Resultate der vorliegenden Untersuchung berichtet und dort für das Genus *Amphioxides* GILL die neue Familie der Amphioxididae aufgestellt, sowie kurze Diagnosen der 3 Arten *A. pelagicus* GÜNTHER, *A. valdiviae* n. sp. und *A. stenurus* n. sp. gegeben.

3. Lebensweise und Verbreitung.

Wie der Name *Amphioxides pelagicus* besagt, nahm sein Entdecker bereits für die Form eine pelagische Lebensweise an, und, wie aus vorstehender historischer Uebersicht hervorgeht, stimmen dem alle Untersucher bei. Das einzige Mal, daß *Amphioxides* in der Nähe der Küste gefunden wurde, war bei COOPER's sogenannten Larven, die bei stürmischem Wetter in den Atollkanal getrieben waren. Da das Gleiche für meine sämtlichen Exemplare zutrifft, so kann kein Zweifel mehr obwalten, daß *Amphioxides* eine pelagische Form der hohen See ist. Wie die untenstehende tabellarische Uebersicht besagt, liegen die Fundorte im Allgemeinen Hunderte von Meilen von der nächsten Küste entfernt. Uebrigens deutet auch der ganze Bau, wie sich weiterhin ergeben wird, auf eine pelagische Lebensweise hin.

Das Verbreitungsgebiet des *Amphioxides* erstreckt sich nach dem vorliegenden Material bereits auf die 3 großen Oceane. GÜNTHER's Exemplar stammte ja aus dem Pacifik, während die nachdem entdeckten Tiere alle aus dem Indischen Ocean kamen, vor allem aus der Region der Malediven. Dazu kommt nun nach dem mir vorliegenden Material noch der Atlantische Ocean. Wie untenstehende Tabelle und die Verbreitungskarte, in die alle bisher bekannten Fundorte eingetragen sind, beweist, stellt das Hauptkontingent bisher der Indische Ocean. Wir haben hier unter unserem Material Fundstellen nördlich der Cocos-Inseln, also südlich von Sumatra, im Binnenmeer von West-Sumatra, ferner östlich von Ceylon im südlichsten Teil des bengalischen Busens, beim Chagosarchipel, bei den Seychellen und Amiranten; ferner nahe der afrikanischen Küste östlich von Ras Hafun und schließlich als nördlichsten Punkt, gleichzeitig auch den dem Festlande benachbartsten den Golf von Aden, aus dem 1 Exemplar stammt. Es ist allerdings zu bemerken, daß dieses eine Exemplar stark maceriert war, so daß anzunehmen ist, daß es bereits tot war, als es gefangen wurde und möglicherweise von Süden herangetrieben wurde. Aus dem Atlantischen Ocean stammen nur 4 Exemplare der Afrikanischen Westküste, von denen 3 im Golf von Guinea, eines südlich von Teneriffa gefischt wurde. Es ergiebt sich aus diesen Fundstellen, daß *Amphioxides* wohl eine cirkumäquatoriale Form ist, und zwar liegen die meisten Lokalitäten dicht am Aequator. Am meisten entfernen sich von ihm nördlich die Fundstelle südlich von Teneriffa mit $24^0\,43'{,}4$ N. Br. und südlich die Fundstelle von COOPER's Exemplar mit $21^0\,16'$ S. Br. Im allgemeinen wird man wohl mit der Annahme nicht fehlgehen, daß es sich um eine Warmwasserform handelt.

Tabelle I. Fundorte von *Amphioxides*.

Material	Anzahl	Geographische Breite	Geographische Länge	Ortsbezeichnung	Art	Fangmethode
D. Tiefsee-Expedition Station 32	1	24° 43′,4 N.	17° 1′,3 W.	ca. 100 Meilen von der afrikanischen Westküste, südlich von Teneriffa	*A. valdiviae*	Vertikalnetz 2000 m
„ 49	3	0° 20′,2 N.	6° 45′ W.	Golf von Guinea, ca. 300 Meilen südlich vom Kap Palmas	*A. pelagicus*	„ 3500 „
„ 182	1	10° 8′,2 S.	97° 14′,9 O.	Indischer Ocean ca. 150 Meilen nördlich der Cocos-Inseln	*A.* „	„ 2400 „
„ 190	1	0° 58′,2 S.	99° 43′,2 O.	Binnenmeer von Sumatra	*A. valdiviae*	„ 1100 „
„ 215	9	7° 1′,2 N.	85° 56′,5 O.	Südlicher Teil des Bengalischen Busens, 300 Meilen östlich von Ceylon	*A.* „	„ 2500 „
„ 215	3	7° 1′,2 N.	85° 56′,5 O.	Südlicher Teil des Bengalischen Busens, 300 Meilen östlich von Ceylon	*A. pelagicus*	„ 2500 „
„ 221	1	4° 5′,8 S.	73° 24′,8 O.	ca. 60 Meilen nördlich der Chagos-Inseln	*A. valdiviae*	„ 2000 „
„ 231	1	3° 24′,6 S.	58° 38′,1 O.	Indischer Ocean, ca. 200 Meilen östlich der Seychellen	*A.* „	„ 2000 „
„ 236	1	4° 38′,6 S.	51° 16′,6 O.	Westlich der Seychellen	*A. pelagicus*	„ 2000 „
„ 237	2	4° 45′ S.	48° 58′,6 O.	Indischer Ocean, mitten zwischen den Seychellen und Sansibar	*A.* „	„ 2000 „
„ 237	2	4° 45′ S.	48° 58′,6 O.	Indischer Ocean, mitten zwischen den Seychellen und Sansibar	*A. stenurus*	„ 2000 „
„ 268	1	9° 6′,1 N.	53° 41′,2 O.	ca. 170 Meilen östlich von Ras Hafun, Ostafrika	*A. pelagicus*	„ 1500 „
„ 271	1	13° 2′,8 N.	46° 41′,6 O.	Golf von Aden	?	„ 1200 „
Günther 1889	1	23° 3′ N.	156° 6′ W.	Pacific nördlich von Honolulu	*A. pelagicus*	Schleppnetz 1000 Faden
Cooper 1903	1	21° 16′ S.	80° 15′ O.	Indischer Ocean zwischen Madagaskar und Australien	?	Schleppnetz 800 Faden
Cooper 1903 (sogenannte Larven)	12	—	—	Miladumadulu und Fadifolu Atoll (Malediven)	*A. pelagicus*	8—20 Faden
Tattersall 1903	1	—	—	Südöstlich von Sokotra, halbwegs zwischen Perim und den Maldiven	?	Schleppnetz
„ 1903	5	—	—	Zwischen den Maldiven und Golf von Manaar	?	Planktonnetz
Parker 1904	1	—	—	Timarafuri, Kolumadulu Atoll (Malediven)	*A. valdiviae*	Vertikalnetz 150 Faden

Leider läßt sich nicht bestimmt sagen, ob *Amphioxides* eine Oberflächenform ist oder vielmehr in der Tiefe pelagisch lebt. Die vorliegenden Angaben weisen aber mit größerer Wahrscheinlichkeit auf letzteres hin. Alle bisher gefundenen Exemplare stammen von Zügen aus bedeutender Tiefe, noch kein Exemplar wurde — mit Ausnahme der vom Sturm angetriebenen Cooper'schen Larven — an der Oberfläche gefischt. Es liegt allerdings kein einziger Schließnetzfund vor; meine Exemplare sind sämtlich bei Vertikalnetzzügen erbeutet. Es ist aber immerhin auffallend, daß es stets Züge aus bedeutenden Tiefen zwischen 1200 und 3500 m (s. Tab. I) waren, so daß mir eine Lebensweise in einer gewissen Tiefe sehr wahrscheinlich ist. Eine besondere Stütze dieser Ansicht ist, daß auf Station 215 bei Vertikalnetzzügen aus 2500 m Tiefe 12 Exemplare, also fast die Hälfte des ganzen Materials, erbeutet wurden, während an der gleichen Stelle mit dem Planktonnetz in 200 m Tiefe nichts heraufkam. Eine Trennung der Arten entsprechend der Verbreitung ist, wie auch bei den anderen Acranier-Arten, nicht festzustellen. So stammt von der afrikanischen Westküste ein Fang mit *A. pelagicus* und einer mit

A. valdiviae und aus der Umgebung der Seychellen liegen alle 3 Arten vor (s. Tab. I). Nur einmal wurden an der gleichen Stelle, von der überhaupt die Hälfte der Exemplare stammt, (Station 215) zwei Arten gleichzeitig gefischt.

Fundstellen des *Amphioxides*.

4. Aeussere Körperform und Uebersicht der Organisation.

Die mir vorliegenden Exemplare wiesen eine Länge von 5—10 mm auf. Das eine Exemplar von 5 mm war seinem Bau nach noch ein jugendliches Tier (Fig. 4), während die anderen trotz der schwankenden Größe (s. Tabelle 2) die gleiche Organisationsstufe einnahmen. Auch die bisher bekanntgewordenen Exemplare weisen die gleichen Maße auf, mit Ausnahme von COOPER's Exemplar, das 21 mm maß. Wir können daraus schließen, daß die Tiere in geschlechtsreifem, völlig erwachsenem Zustand wesentlich größer sein werden, als die mir vorliegenden. Daß sie allerdings die Größe von *Branchiostoma lanceolatum* erreichen, ist mir zweifelhaft, da ich bereits bei einem Tier von 10 mm Länge die Geschlechtsorgane so weit entwickelt fand, wie es ZARNIK (1904 b) von einem *Amphioxus* von 28 mm Länge abbildet. Die Gattung *Assymmetron* mißt ja in ausgewachsenem Zustand auch nicht mehr als 1—2 cm. Die Höhe schwankt zwischen 0,6 und 0,9 mm, beträgt also rund $^1/_{10}$ der Körperlänge. Auf den ersten Blick erscheinen die Tiere sehr schmal und langgestreckt, wie die Habitusbilder auf Taf. I erkennen lassen. Die 3 von mir unterschiedenen Arten sind, wie diese Bilder zeigen — Fig. 1—3 stellen annähernd gleichgroße Exemplare der 3 Arten bei derselben Vergrößerung dar — auch schon im Habitus voneinander verschieden. *A. stenurus* ist sogleich daran kenntlich, daß sich sein Hinterende stark verschmälert und in einen abweichend von den beiden anderen Arten ge-

stalteten Schwanz ausläuft (Fig. 2). Bei *A. pelagicus* geht der Körper in den Schwanz über, der, ohne abgesetzt zu sein, in gleicher Breite den Körper fortsetzt (Fig. 3 und 4). Bei *A. valdiviae* dagegen verbreitert sich der Schwanz gegen den Körper und ist so durch einen Einschnitt abgesetzt (Fig. 1). Das Vorderende ist durch ein wohlausgebildetes Rostrum charakterisiert, das sich auch bei den 3 Arten durch plumpere oder schlankere Form unterscheidet, wie die Abbildungen erkennen lassen. Von dem Rumpf ist es ventral durch einen bei *A. valdiviae* (Fig. 1) am stärksten ausgebildeten Einschnitt abgesetzt. Die paarigen wie die unpaaren Flossen sind wohlentwickelt. Die Rückenflosse erstreckt sich vom Rostrum nach hinten und ist durch die bekannten Flossenstrahlen gestützt. Der in die Schwanzflosse übergehenden Bauchflosse fehlen sie bei allen 3 Arten, wie schon von GÜNTHER (1889) für *A. pelagicus* angegeben wurde. Die Schwanzflosse ist bei *A. pelagicus* und *valdiviae* mächtig entwickelt und zeigt die feine radiäre Streifung, die auch den früheren Beobachtern schon aufgefallen waren. Auch die paarigen Flossen sind wohlentwickelt und erstrecken sich vom Rostrum bis zum Hinterende des Kiemendarmes. Chorda und Rückenmark sowie die Myotome zeigen die bekannten Verhältnisse der Acranier in typischer Weise. Der Mund liegt hinter dem Vorderende als ein schmaler Spalt auf der linken Körperseite und führt in den Kiemendarm, der mehr als die halbe Länge des gesamten Darmtraktus einnimmt. Dieser endet vorn blind direkt hinter dem wohlausgebildeten Präoralorgan und zeigt hier das Endostyl und die kolbenförmige Drüse. In den vorderen Blindsack mündet auch das sogenannte HATSCHEK'sche Nephridium. Die Kiemenspalten liegen als einzige unpaare Reihe in der ventralen Mittellinie, gestützt durch paarig gebaute Kiemenbogen. Sie münden zwischen den Metapleuralfalten direkt nach außen, da ein Peribranchialraum fehlt. Der nutritorische Darm, dem der Leberblindsack fehlt, mündet mit dem linksgelegenen Anus. Die Geschlechtsorgane sind, wenn schon ausgebildet, nur auf der rechten Körperseite vorhanden. Das Blutgefäßsystem wird im wesentlichen durch einen dorsalen und ventralen Längsstamm repräsentiert. Die kurze Uebersicht zeigt, daß im Prinzip *Amphioxides* gebaut ist wie ganz junge Larven unseres *Amphioxus*.

5. Die Flossensäume und ihre Stützsubstanzen.

Beginnen wir nach diesem kurzen Ueberblick die Darstellung der einzelnen Organsysteme mit der Schilderung der Flossensäume.

a) Die Metapleuralfalten.

Die sogenannten paarigen Flossen oder Metapleuralfalten sind wohlausgebildet. Sie entspringen wie bei *Branchiostoma*-Larven jederseits an der ventralen Seite des Rumpfes und schließen zwischen sich die Bauchfläche des Körpers ein. Ein Unterschied, der für die funktionelle Deutung dieser Organe in Betracht kommt, ist aber darin gegeben, daß sie nicht wie dort am Seitenrand entspringen, ihr Ursprung vielmehr weiter medianwärts auf die Bauchseite selbst gerückt ist. Da sich die Falten bei *Amphioxides* nur so weit erstrecken, als der Kiemendarm reicht, und zwischen ihnen die Kiemenspalten direkt nach außen münden, können wir den von ihnen begrenzten Raum als Kiemenfeld bezeichnen. Die beiden Metapleuralfalten sind bei *A.*

valdiviae nicht symmetrisch entwickelt, vielmehr ist die rechte bedeutend länger und stärker als die linke (s. die Querschnitte Fig. 60—62 auf Taf. 13—14 und Fig. 71, die die Metapleuralfalten stärker vergrößert darstellt). Es ist dies eine der vielen Asymmetrien der beiden Körperhälften, wie sie sich auch bei unserem *Amphioxus* in vielen Organsystemen finden. Diesen kleinen Asymmetrien kommt aber keine prinzipielle Bedeutung zu, wie dies für eine Art von Asymmetrie ganzer Organsysteme der Fall ist, wie im allgemeinen Teil ausgeführt werden soll. Diese unsymmetrische Ausbildung der sogenannten paarigen Flossen ist besonders stark in der Nähe des Vorderendes ausgeprägt. Hier verstreicht nämlich die linke Falte, sobald sie in die Nähe des hinteren Mundwinkels (der ja auf der linken Körperseite liegt) gelangt, vollständig, während umgekehrt die rechte Falte an Größe bedeutend zunimmt, vor allem an Länge. Man erkennt dies gut, wenn man den Querschnitt Fig. 60, der ungefähr durch die Mitte der Kiemenregion geführt ist und die beiden Falten in ihrer relativen Größe zeigt, mit dem Schnitt Fig. 59 vergleicht, der durch den hinteren Mundwinkel geführt ist und die linke Metapleuralfalte (*mtp. l.*) nur an ihrem gleich zu besprechenden Hohlraum noch erkennen läßt, während die rechte besonders lang sich vom Körper abhebt (*mtp. r.*). Die Erklärung dieses eigenartigen Verhaltens kann hier noch nicht gegeben werden; nach Besprechung des Baues des Kiemendarmes werden wir darauf zurückkommen. Hinten endigen die Falten frei direkt hinter der letzten Kiemenspalte. Im Schnitt Fig. 61, der durch die letzte Kiemenspalte geführt ist, sehen wir sie nur noch als schwache Vorwölbungen und im Schnitt Fig. 62 ihr hinteres Ende den letzten Ausläufer des Kiemenfeldes zwischen sich fassend. Wie bei der Gattung *Branchiostoma* unter den Branchiostomiden im Gegensatz zu *Assymmetron*, sind die Metapleuralfalten unabhängig von der unpaaren Bauchflosse, wie der durch die Region zwischen beiden geführte Schnitt Fig. 63 beweist.

Jede der beiden Metapleuralfalten wird der ganzen Länge nach von einem mit Endothel ausgekleideten Hohlraum, der Seitenflossenhöhle durchzogen, wie es auch bei *Branchiostoma* der Fall ist. Seit RATHKE (1841) und JOH. MÜLLER (1844) wurde vielfach diskutiert, ob diese Höhlen beim *Amphioxus* mit anderen Körperhöhlen in Verbindung stehen, eine Frage, die erst neuerdings von VAN WIJHE (1902) entschieden wurde; dieser Forscher stellte fest, daß einmal die rechte Seitenfaltenhöhle viel weiter nach vorn reicht als die linke, daß ferner das Pterygocöl, wie er die Höhlen nennt, in der Region der Mundhöhle mit dem Cavum epipterygium resp. mit der äußeren Lippenhöhle kommuniziert. Da nun diese dem Stomocöl angehörigen Räume nichts anderes sind als Teile der allgemeinen Leibeshöhle, die bei der merkwürdigen Metamorphose des Mundes abgegrenzt wurden, so können wir sagen, daß bei *Branchiostoma* das Pterygocöl mit der Leibeshöhle kommuniziert. Und das Gleiche trifft für *Amphioxides* zu, dessen Pterygocöl vorn mit einer feinen Oeffnung in die allgemeine Leibeshöhle mündet, und zwar links hinter dem Mund, rechts vor dem Mund. Etwas anders erscheinen die Metapleuralfalten bei *A. pelagicus* und *stenurus*. Hier sind es nicht lange, schmale Gebilde, sondern plumpe, wenig vorragende Wülste, die kaum die Bezeichnung Falten verdienen (Fig. 74, 75, 72). Sie sind annähernd symmetrisch gebaut, die der rechten Seite vielleicht ein klein wenig stärker als die linke. Vorn verstreicht ebenfalls die linke hinter dem Munde, die rechte wird aber nicht vorhangartig wie bei *A. valdiviae*, sondern erscheint nun als ein durch bedeutende Gallertentwickelung ausgezeichneter Wulst (Fig. 73). Der Grund dafür ist, daß die bei *A. valdiviae* eingetretene Drehung des Kiemen-

darmes hier nicht vorliegt. Das von den Falten eingeschlossene Kiemenfeld ist hier außerordentlich klein, wie Fig. 74 zeigt oder ein Vergleich von Fig. 71 und 72, die von gleichgroßen Tieren bei gleicher Vergrößerung gezeichnet sind. Der abweichenden Faltenform entspricht auch die Ausbildung des Pterygocöls, das hier nur ein sehr kleiner Hohlraum ist, der von einem relativ hohen Epithel ausgekleidet ist (Fig. 72). Die Cutisgallerte ist dafür hier viel massiger entwickelt. Damit nähern sich die Verhältnisse mehr denen, die bei ganz jungen *Amphioxus*-Larven nach Lankester und Willey (1890) angetroffen werden.

Ueber die Bedeutung des Pterygocöls kann man sich beim *Amphioxus* keine rechten Vorstellungen machen, abgesehen von phylogenetischen Annahmen, wie die Mac Brides (1898), der sie mit dem Kragencölom des *Balanoglossus* homologisiert. Die Seitenfalten selbst faßt man ja in der Regel als eine Art paariger Extremitäten auf, die beim Schwimmen zur Erhaltung des Gleichgewichts dienen, wie die Schwerter eines Schiffes (Van Wijhe). Da entwickelungsgeschichtlich außerdem durch Verwachsen der Seitenfalten das Atrium entsteht, so spricht ihnen Van Wijhe gleichzeitig die Funktion eines Kiemendeckels zu. Daß bei *Amphioxides* die Seitenfalten beim Schwimmen irgend eine Rolle spielen, halte ich für gänzlich ausgeschlossen. Einmal sehen wir nämlich in den sicher zum Schwimmen gebrauchten Organen, den unpaaren Flossen, besondere Stützsubstanzen auftreten, wie später ausgeführt werden wird, die einer Versteifung der Flossen dienen. Solche Bildungen fehlen aber den paarigen Flossen. Auch ihr ventral an der Bauchseite nach der Medianebene zu verschobener Ursprung läßt ihre „Schwerter"funktion illusorisch erscheinen. Unmöglich direkt ist eine solche Funktion bei *A. pelagicus*, wie ein Blick auf Fig. 72 beweist. Sodann widerspricht die gänzlich unsymmetrische Ausbildung bei *A. valdiviae* direkt einem Schwebeorgan und besonders das Verhalten der rechten Flosse am Vorderende von *A. valdiviae*, wie die ganze Anordnung bei *A. pelagicus*, beweist, daß sie nur als Kiemendeckel aufgefaßt werden können. An den konservierten Tieren klappen sich die Seitenflossen stets ventral über das Kiemenfeld weg und sind gerade so lang, daß sie beim Aneinanderlegen das Kiemenfeld ventral zu einer Kiemenhöhle abschließen. Und dies ist, glaube ich, ihre normale Lage, ihre Funktion die eines Kiemendeckels. Besonders am vorderen Ende können wir uns (siehe Figg. 56—59) die dort allein vorhandene rechte Falte gar nicht nach unten geklappt vorstellen. Wir sehen aber auch an diesen Schnitten, daß sie hier allein die genügende Größe hat, um das aus später zu besprechenden Gründen nach links verschobene Kiemenfeld zu überdecken. Klarer noch als bei *A. valdiviae* liegen in Bezug auf diesen Punkt die Dinge bei *A. pelagicus*. Der geschilderte Bau der Flossen erfordert hier nur eine ganz geringe Bewegung, um das Kiemenfeld abzuschließen. Bei dem Tiere, das den Abbildungen auf Taf. IX und X zu Grunde liegt, ist dieser Verschluß durch Aufeinanderpressen der primären Faltenränder bis nahe zum hinteren Ende des Kiemendarmes beim Abtöten eingetreten, wie Fig. 72 und 74 zeigt. Auf Grund aller dieser Bilder können wir uns aber auch eine Vorstellung von der Bedeutung des Pterygocöls machen. Ich habe dessen Lage innerhalb der Seitenfalten noch nicht erwähnt. Es liegt nämlich stets der medialen Wand der Falte sehr genähert (Fig. 71, 72), so daß diese im Gegensatz zu der dicken äußeren sehr dünn erscheint, da hier der Raum zwischen Epidermis und Pterygocölwand nicht von der Cutisgallerte erfüllt ist, wie außen. Und nun erinnern wir uns an die Verbindung des Pterygocöls mit der Leibeshöhle und erkennen, daß durch stärkere Füllung dieser Höhlen mit Flüssigkeit die medialen Wände der beiden Falten

aneinander gepreßt werden und so die Kiemenhöhle abgeschlossen wird. Es ist anzunehmen, daß dieser Verschluß synchron mit den Atembewegungen vor sich geht, bei denen durch Kontraktion der betreffenden Muskeln, wie wir sehen werden, die Leibeshöhle eingeengt wird, deren Flüssigkeit dann zum Teil in das Pterygocöl abströmen kann, so gleichzeitig den Verschluß der Kiemenhöhle bewirkend. Bei unserem *Amphioxus* ist dies natürlich alles durch die Ausbildung des Atriums und des Transversalmuskels verändert, eine derartige Funktion des Pterygocöls unmöglich. JOH. MÜLLER (1844) giebt auch besonders an, daß die Flüssigkeit in dieser Höhle keine Strömung zeige.

b) Die unpaaren Flossensäume.

Die mit der pelagischen Lebensweise zusammenhängende starke Entfaltung der unpaaren Flossen wurde bereits erwähnt. Die sich in die Schwanzflosse fortsetzende saumartige Erhebung der vom Rostrum aus nach hinten ziehenden Rückenflosse beginnt bei *A. valdiviae* etwa in der Körpermitte an der hinteren Grenze des Kiemendarmes (Fig. 1). Bei den beiden anderen Arten beginnt die Erhebung aber bereits sehr weit vorn, etwa auf der Grenze vom 1. und 2. Körperdrittel (Fig. 2, 3). Von hier nimmt sie allmählich an Höhe zu und geht in die kräftige Schwanzflosse über, deren bei den 3 Arten in charakteristischer Weise verschiedene Form bereits oben erwähnt wurde. Am besten ist sie aus den Figg. 5, 6, 7, Taf. III zu erkennen, die die Hinterenden der 3 Arten bei gleicher Vergrößerung von ziemlich gleich großen Tieren darstellen. Man erkennt die paddelförmige Gestalt bei *A. valdiviae* (Fig. 6), die mehr breit blattförmige von *A. pelagicus* (Fig. 5) und die stark verschmälerte Form bei *A. stenurus* (Fig. 7). Vor dem After geht die Schwanzflosse in die Bauchflosse über, die bei *A. valdiviae* nicht weit vor dem After aufhört, bei den anderen Arten aber nahe bis zum hinteren Ende des Kiemendarmes sich erstreckt (Fig. 1—3). An ihrem vorderen Ursprung ist die Bauchflosse bereits aus der Symmetrieebene etwas nach links verschoben (siehe den Schnitt 64 und 65), eine Verschiebung, die in der Gegend des Afters noch stärker wird (Fig. 66), um dann einer vollständigen Symmetrie der Schwanzflosse zu weichen. Die Rückenflosse geht vorn in die Rostralflosse über, die sich ventral bis zu dem oben erwähnten Einschnitt fortsetzt. Ihre verschiedene Gestalt zeigt ein Vergleich der Figg. 15, 16, 17, die wieder bei gleicher Vergrößerung die Vorderenden von *A. valdiviae, A. pelagicus* und *A. stenurus* darstellen.

Wie bei den Branchiostomiden, enthält auch bei *Amphioxides* die Rückenflosse die bekannten Flossenkästchen mit ihren Flossenstrahlen genannten Gallertzapfen. Kästchen wie Strahlen bilden eine unpaare Reihe und zwar kommen, wie auch bei vielen anderen Acraniern, etwa 5 auf ein Segment. Ihre Anordnung ist bei den 3 Arten verschieden, so daß man diese schon hiernach sofort auseinanderhalten kann. Am Vorderende reichen bei *A. valdiviae* die Kästchen, immer kleiner und flacher werdend, über das vorderste Myotom hinaus und verlaufen auf einer charakteristischen Linie (Fig. 14, 15) frei in der Rostralflosse bis auf die Höhe des vorderen Augenfleckes. Bei den beiden anderen Arten dagegen endigen sie mit der dorsalen vorderen Grenze des ersten Myotoms, sind aber bei *A. valdiviae* hier breiter und weniger zahlreich als bei *A. stenurus*. Die Flossenstrahlen in den Kästchen fehlen, wie auch bei *Branchiostoma*, den vordersten und hintersten Kästchen, sind am stärksten entwickelt vor dem Uebergang der

Rücken- in die Schwanzflosse (Fig. 5). Hier in der Schwanzflosse werden sie immer schmächtiger und enden schließlich etwa am 7. Segment von hinten, bei *A. stenurus* noch früher. Der Bauchflosse fehlen die Kästchen vollständig, wie bereits Günther (1889) an seinem Exemplar beobachtete. Man findet aber in der vorderen Region der Bauchflosse an ihrer Basis bisweilen kleine Lymphräume (Fig. 65 *l*), die als deren Rudimente anzusehen sind. Die letzteren Charaktere teilt *Amphioxides* mit der Gattung *Assymetron*.

Ueber den feineren Bau dieser Flossenkästchen und Strahlen vermag ich dem für *Branchiostoma* bekannten nichts Neues hinzuzufügen. Ich finde die gleiche, von faserig verästelten Zellen gebildete Endothelauskleidung, die durch den von ventral hereinwuchernden Gallertzapfen, der mit breiter Basis dem Stützgewebe des Achsenorgans aufsitzt (siehe die Schnitte) vorgewölbt wird. Dagegen vermag ich über den Zusammenhang mit anderen Körperhöhlen Aufschlüsse zu geben. Man nimmt seit Hatschek (1881) teilweise an, daß die Flossenkästchen abgeschnürte Teile des dorsolen Myocöls seien, ohne dafür aber Beweise bringen zu können, teilweise erklärt man sie für Schizocölräume. Hier bei *Amphioxides valdiviae* ist nun in der That ein Zusammenhang mit dem Myocöl nachzuweisen. Ich habe bereits erwähnt, daß bei *A. valdiviae* sich die Flossenkästchen noch über die Myotome nach vorn fortsetzen. Verfolgt man sie nun auf Querschnitten durch diese Region, so sieht man in der Region der Hirnblase neben dem Flossenkästchen (Fig. 48 *fl*) den Querschnitt eines von Endothel ausgekleideten Kanales auftreten, den wir den dorsalen Rostralkanal nennen wollen (Fig. 48 *drk*), der seinerseits durch einen schmalen, aber deutlichen Kanal (*a. drk*) mit der erhaltenen Höhlung des rechten ersten Myotoms (*M. I.*) kommuniziert. Einige Schnitte weiter nach vorn sehen wir dann die Flossenkästchenhöhle der vordersten miteinander verschmolzenen oder richtiger nicht getrennten Kästchen mit dem dorsalen Rostralkanal zusammenmünden, der dann als ein im Querschnitt kegelförmiges Rohr (Fig. 47 *drk*) bis in die Schnauzenspitze zieht. Noch deutlicher wird das Verhalten aus der schematischen Fig. 33, die die Verhältnisse der verschiedenen Hohlräume im Vorderende wiedergiebt. Wir sehen da von dem rotgezeichneten 1. Myotom den aufsteigenden Kanal (*a. drk*) abgehen (orange), der nach vorn den dorsalen Rostralkanal abgiebt, nach hinten sich in die Flossenkästchenreihe (*fl*) fortsetzt. Die vordersten Flossenkästchen stehen also zweifellos mit dem Myocöl in offener Verbindung und müssen als abgelöste Teilchen desselben betrachtet werden. Ob wir allerdings annehmen müssen, daß sie alle als Sprossen der 1. Myotomhöhle, die sich nachträglich abgegliedert haben, anzusehen sind, oder ob sie zu den betreffenden Myotomen, über denen sie liegen, gehören und nur die im 1. Myotom noch erhaltene Verbindung verloren haben, läßt sich bei dem Mangel an entwickelungsgeschichtlichen Daten nicht sagen, wenn auch aus Hatschek's (1888) kurzen Angaben letzteres hervorzugehen scheint. Es könnte möglicherweise sogar so sein, wie Mac Bride (1898, 1900) für das Pterygocöl angiebt, daß zunächst durch eine Ausstülpung des ersten Cölomsacks gebildet wird, der dann obliteriert und einem nachher entstandenen Schizocöl Platz macht. Sehr wahrscheinlich ist dies allerdings nicht, wie es ja auch für das Pterygocöl von Van Wijhe (1902) bestritten wird. Für *A. pelagicus* gilt übrigens das Gleiche, mit dem Unterschied, daß dort ja die Kästchen weiter hinten schon aufhören und dementsprechend ein in ihrer Fortsetzung gelegener Kanal sie bis zu dem Beginn des dorsalen Rostralkanals fortsetzt. Das Schema Fig. 37 entspricht mehr diesen Verhältnissen.

Bei *Branchiostoma* und noch deutlicher bei *Assymetron* entspringen von den Flossenkäst-

chen feine Kanälchen, die im Vorderende nach hinten und nach vorn umbiegen und unter der Haut verlaufen. Besonders deutlich ist dies nach ANDREWS (1897) im Vorderende des *Assymetron* sowohl in der dorsalen wie der ventralen Rostralflosse. Von diesen Kanälchen ist auch bei *Amphioxides* etwas vorhanden, aber nur einige wenige, die am Beginn des dorsalen Rostralkanals entspringen und im Bogen nach hinten ziehen. In Fig. 34 sehen wir sie (*lk*) bei *A. pelagicus*, bei der dort gewählten Vergrößerung mehr wie Bindegewebszüge erscheinend. In Fig. 42 ist ihr Abgang vom dorsalen Rostralkanal bei stärkerer Vergrößerung dargestellt, die ihre Natur als Kanälchen deutlich macht. Auch auf den Schnitten Fig. 47 und 49 *lk* sehen wir sie von *A. valdiviae* im Querschnitt. Bei dieser Art sind sie aber noch schwächer entwickelt als bei *pelagicus*, nur 2—3 Röhrchen, im Zusammenhang jedenfalls mit der Ausdehnung der Flossenkästchen nach vorn. Den Kästchen der Rückenflosse fehlen sie wie der ventralen Rostralflosse.

c) Die mesenchymatösen Stützsubstanzen der Flossen.

Es wurde bereits oben erwähnt, daß früheren Beobachtern eine feine radiäre Streifung der Schwanzflosse des *Amphioxides* auffiel. Dieselbe ist in der That vorhanden. Bei ganz jungen Larven unseres *Amphioxus* ist ja etwas Aehnliches vorhanden, eine feine radiäre Streifung des Schwanzes, die dann bei der Ausbildung der definitiven Schwanzflosse allmählich nach der Peripherie gedrängt wird und verschwindet. RAY LANKESTER und WILLEY (1890) weisen auf die große Aehnlichkeit mit der Schwanzflosse junger Teleostier und gewisser Ascidienlarven hin. Bei *Amphioxides* finden sich diese Streifen bei den jüngsten wie bei den ältesten mir vorliegenden Exemplaren, sind also sicher ein Charakter des ausgebildeten Tieres. Wie die Figg. 5, 6, 7 beweisen, sind sie bei allen 3 Arten in gleicher Weise ausgebildet und verlaufen innerhalb der Schwanzflosse annähernd radial, während sie in Bauch- und Rückenflosse im Bogen nach vorn ziehen. In der Rücken- und Schwanzflosse entspringen sie, so weit die Flossenkästchen reichen, von diesen, und zwar von jedem Kästchen ein Strahl. Weiter hinten und in der Bauchflosse entspringen sie von einer dem Medullarrohr resp. der ventralen Körperwand auflagernden Zellreihe. Ihr feiner Bau ist in den Figg. 36—40 dargestellt. In Fig. 37 sehen wir ihren Ursprung von den dorsalen Rückenflossenkästchen, an deren dorsaler Wand sich eine Anzahl von Zellen ansammeln, von denen dann eine Reihe langgestreckter Zellen mit deutlich spindelförmigem Plasmaleib und länglichen Kernen ausgeht. In Fig. 36 ist der Ursprung dieser Fäden von vorn nach hinten fortschreitend dargestellt. Rechts sind die Flossenkästchen mit ihren sogenannten Flossenstrahlen noch erhalten, nach hinten (links) verschwinden zuerst die gallertigen Strahlen, allmählich auch die letzten Reste der Kästchen und die Stützfäden der Flosse entspringen direkt von einer Zellreihe, wie es deutlich Fig. 38 von der ventralen Hälfte der Bauchflosse zeigt. Die einzelnen Fäden bestehen, wie gesagt, aus hintereinander gereihten Zellen. Sie ziehen aber nicht immer direkt zur Peripherie, sondern können sich früher oder später gabeln, wie Fig. 38 zeigt. Hier können wir auch bei *X* sehen, daß die die Fäden zusammensetzenden Zellen nicht einfach spindelförmig sind, sondern durch feine, sternförmige Ausläufer mit benachbarten in Verbindung treten. In derselben Figur sehen wir auch, daß sie sich an der Peripherie des Flossensaumes (unten in der Figur) zu einem feinen Filz mit dichter gelagerten Kernen vereinigen. (Die das Ganze überdeckende Epidermis ist abgefallen, wodurch das Flächenbild besonders klar wird.) In

Fig. 40 sehen wir dann das etwas abweichende Verhalten von *A. stenurus* dargestellt, dessen Flossenfäden sich durch breitere, gedrungenere Form auszeichnen, hervorgerufen durch dichtere Lagerung und kugelige Form der Kerne.

Es frägt sich nun, wie diese Strahlenfäden, deren stützende und elastische Funktion wohl außer Zweifel ist, histologisch zu deuten sind. Der Ursprung der vorderen dorsalen Fäden auf je einem Flossenkästchen läßt zweifellos zunächst an die bereits oben erwähnten lymphatischen Kanälchen denken, die bei *Branchiostoma* und besonders *Asymmetron* von den Flossenkästchen ausgehen und unter der Haut verlaufen, wie wir sie in geringem Maße ja auch im Vorderende des *Amphioxides* gefunden hatten. Von einer Höhlung kann aber bei diesen Fäden nicht die Rede sein, wie auch Schnitte beweisen. In Fig. 39, einem Querschnitt durch ein Stück der Schwanzflosse, sehen wir einen solchen Faden mit seinen einfach hintereinander gereihten Zellen ein Stück weit längsgetroffen (*fa*). Ich glaube, wir können sie, wie auch ein vorderes, gleich zu besprechendes Stützgewebe nur als mesenchymatöse Elemente deuten. (Es ist übrigens dazu zu bemerken, daß Joseph [1900] die betreffenden Kanälchen als Vorstufe der Bildung cellulärer Bindesubstanzen auffaßt, indem sie in die homogene Gallerte eindringen und sich dann hier in ihre Zellen auflösen.)

Das andere Stützgewebe, das ich meine, findet sich sowohl in der Schwanz- wie in der Rostralflosse und ferner in der Wange. Da ich es in der Schwanzflosse im Flächenpräparat nie so schön zu Gesicht bekam, wie in der Rostralflosse, sei es zunächst aus dieser besprochen. Es scheint mir geeignet, die Frage nach der Natur der Cutis des *Amphioxus* zu klären. Nach Joseph (1900), der die Verhältnisse beim *Amphioxus* genau studierte, findet sich unter der Epidermis und ihrer Basalmembran eine dünne homogene Schicht, die allein die Cutis darstellt. Es folgt dann eine dicke homogene Gallertschicht, die von radiären Fäden mit elastischer Funktion durchzogen wird. Zellen sollen ihr völlig fehlen, dagegen gehört zu ihr außer einer weiteren dichteren homogenen Schicht das Epithel des Dermalblattes. Diese letzteren Schichten bilden zusammen die Subcutis. Eine starke Ausbildung erfährt diese vor allem in den Metapleuralfalten. Auch bei *Amphioxides* sind diese Schichten vorhanden. Die Gallertschicht der Subcutis ist dagegen nur an sehr wenig Stellen des Körpers stärker entwickelt. Es ist dies nur an den Ansatzstellen der Metapleuralfalten und in diesen der Fall. Dagegen wird im Schwanz, im Rostrum und der Wange an ihrer Stelle ein sehr wohlentwickeltes Gewebe angetroffen, das morphologisch sicher das Gleiche darstellt. Auf Querschnitten durch die Schnauze sehen wir bei schwächeren Vergrößerungen zwischen Haut und inneren Organen feine radiäre Fäden ausgespannt, die durch das Schneiden meist von ihrer Anheftung an den inneren Organen, also den Schnauzenhöhlen, losgerissen sind (Fig. 47). Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man dann, daß diese Fäden in keinerlei Grundsubstanz eingebettet sind und daß ihnen hie und da Kerne eingelagert sind. Ganz vorne verbinden sie sowohl ventrale wie dorsale wie laterale Schnauzenkanäle und -höhlen mit der Haut. In der Region der vorderen Myotome sehen wir sie dann aber allmählich verschwinden und nur auf der rechten Körperseite in der Wange (Figg. 49—55 *ma*) erhalten bleiben. Genaueren Aufschluß über Bau und Anordnung dieses Gewebes geben uns aber nur günstige Totalpräparate. In Fig. 34 ist ein solches von der Schnauzenspitze des *A. pelagicus* wiedergegeben. Wir sehen, daß dorsal und ventral von der oberen resp. unteren Grenze des subdorsalen und des ventralen Rostralkanals Reihen von Zellen im Bogen nach hinten ver-

laufen. Dorsal erstrecken sie sich etwa zur Höhe des oberen Randes des dorsalen Rostralkanals, ventral erstrecken sie sich auf die ganze Fläche der Rostralflosse. Ventral und dorsal an den Wandungen der betreffenden Rostralkanäle sehen wir die Kerne dichter gehäuft liegen. Auch in der Wangengegend *ma*, die noch in ihrem vordersten Zipfel mitgezeichnet ist, begegnen wir denselben Zellzügen. (Kleine topographische Differenzen zwischen Fig. 34 und den Schnittbildern beruhen auf den etwas verschiedenen Relationen der beiden Arten.) Vergrößern wir diese Züge nun sehr stark (Fig. 41), so erkennen wir, daß sie aus sehr schmalen, auf der Kante stehenden Lamellen gebildet sind (*lam*), denen in unregelmäßiger Verteilung spindelförmige Kerne eingelagert sind. Die vom Schnittbilde beschriebenen radiären Fäden sind also nichts anderes, als die Querschnitte dieser Lamellen. Daß ihnen eine gewisse Starrheit zukommt, sieht man, wenn an einigen Stellen ein Druck ausgeübt war und sie geknickt wurden. Bei *A. pelagicus* ist eine kleine Differenz gegen *A. valdiviae* noch darin gegeben, daß hier auch im Bereich der Rostralhöhlen deren Wand nach außen Gallerte gebildet hat (Fig. 69), der dann erst die mesenchymatösen Zellen aufsitzen. Dieselben zelligen Lamellensysteme finden wir auch in der Schwanzflosse. Die Verlaufsrichtung ist hier von hinten nach vorn. Im Totalpräparat bekam ich allerdings nie so schöne Bilder wie vom Vorderende, in den Schnitten sind sie aber stets gut zu sehen. In Fig. 39 sehen wir die Querschnitte der Lamellen mit den zugehörigen Kernen jederseits in einer Reihe neben dem Flossenfaden liegen, sehen unten aber auch quergestellte Lamellen, die in dem Raum zwischen 2 aufeinanderfolgenden Flossenfäden die Füllung abgeben.

Ueber die Funktion dieses Gewebes kann wohl kein Zweifel bestehen, es ist ein Festigungsgewebe. Besonders im das Wasser durchschneidenden Vorderende (Fig. 34) fällt auf den ersten Blick die Anordnung in Druckkurven auf. Das Gleiche ist auch im Schwanz der Fall, der bei seiner starken Entfaltung eines stützenden Gewebes bedarf. Histologisch ist das Gewebe also als ein Bindegewebe anzusehen, dessen einzelne Zellen die Form radiär ausgespannter Lamellen angenommen haben. Wie sollen wir es aber morphologisch deuten? Zunächst glaube ich, daß wir es unzweifelhaft mit dem Subcutisgewebe des *Amphioxus* vergleichen müssen. Es stellt einen früheren histologischen Zustand dar, der möglicherweise auch histogenetisch unserem *Amphioxus* zukommt. Bei diesem wäre dann nur zwischen den Lamellen die homogene Gallerte ausgeschieden worden und als Rest der Lamellen die bekannten Fibrillen erhalten. Bei *Amphioxides* sehen wir diese beiden Gewebe sogar in der hinteren Wangengegend direkt ineinander übergehen. Nun wird im allgemeinen dieses Subcutisgewebe des *Amphioxus* als zellenfrei geschildert, nur SPENGEL (1891) giebt an, daß sich Zellen darin finden. Nach den Befunden an *Amphioxides* ist dies sehr wohl möglich. Denn die Zellen hier können wir nicht den Zellen der Dermalschicht vergleichen. Diesen entspricht das deutliche Endothel der Schnauzenhöhlen. Im Schwanz wäre es überhaupt nicht denkbar, wie es in die betreffende Lage käme. Wir haben es also mit einem echten Mesenchymgewebe zu thun, das sich zwischen Cutisblatt und Epidermis einschaltet und welches wir als in einer einzigen Schicht von diesem abgetrennt betrachten müssen. Es wäre ein ähnlicher Fall, wie ihn HATSCHEK (1888) von jungen Amphibienlarven angiebt, bei denen noch ein Grenzepithel des Bindegewebes sich findet. Daß dieses Mesenchym auch gewissermaßen epithelartig in einer Lage nur angeordnet ist, ist wohl nur eine Folge seiner Ausbildung in Form von Versteifungslamellen, während die Erhaltung des Cutisepithels von der Persistenz der Cölotomräume bedingt wird. Uebrigens ist im Bereich der Wange das Mesenchym als vom Splanchno-

cölepithel abstammend zu betrachten, da das Cutisblatt in diese Bildung nicht hineinragt. Auch für die Annahme Joseph's (1900), daß die Ausbildung von Lymphkanälchen von dem Cutisblatt aus als eine Vorstufe der Bindegewebsbildung aufzufassen sei, lassen sich die beschriebenen Befunde verwerten, mit Rücksicht darauf, daß bei *Asymmetron* nach Andrews (1893) in der Rostralflosse Lymphkanäle in genau der gleichen Anordnung verlaufen, die hier bei *Amphioxides* das mesenchymatöse Stützgewebe zeigt.

Tabelle II.

Art	Gesamtlänge mm	Zahl der Myotome	Formel der Myotome	Zahl der Kiemenbogen	Segment, dem der letzte Kiemenbogen angehört	Länge der Mundspalte mm	Verhältnis der Mundspalte zur Gesamtlänge	Vorderer Ursprung des Levator labii liegt im Segment	Hinterer Ursprung des Levator labii liegt im Segment	Zahl der Kiemenbogen im Bereich der Mundspalte	Zahl der Gonaden	Lage der Gonaden in Segment
Amphioxides pelagicus 1	10	67	52 : 15	30	30	—	—	—	—	—	28	14—41
„ „ 2	5	67	53 : 14	17	19	0,4	$^1/_{12,5}$	1—2	5— 7	3	—	—
„ „ 3	7	67	53 : 14	29	29	0,6	$^1/_{12}$	1—2	5— 7	3	—	—
„ „ 4	8,5	67	52 : 15	29	29	0,7	$^1/_{12}$	1—2	5— 7	3	—	—
„ „ 5	8,5	67	53 : 14	30	30	—	—	—	—	—	—	—
„ „ 6	7	67	53 : 14	24	24	0,6	$^1/_{12}$	1—2	5— 7	3	—	—
„ „ 7	6,75	67	53 : 14	24	24	0,6	$^1/_{11,2}$	1—2	5— 7	4	—	—
„ „ 8	7	67	53 : 14	24	24	0,6	$^1/_{12}$	1—2	5— 7	4	—	—
„ „ Günther's Exempl.	10	67	52 : 15	—	26	—	—	—	—	—	—	—
„ „ Cooper's „	21	60 (?)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
„ „ Tattersall's Exempl. 6 Stück	4,5—8,5	65 (?)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Amphioxides stenurus 1	8	70	55 : 15	27	27	0,66	$^1/_{12}$	1—2	5— 7	3	—	—
„ „ 2	7	70	55 : 15	27	27	0,66	$^1/_{11}$	1—2	5— 7	3	—	—
Amphioxides valdiviae 1	8	67	56 : 11	27	23	1,2	$^1/_{6,7}$	0—1	9—11	8	ganz jung	
„ „ 2	7	68	57 : 11	34	29	1	$^1/_7$	0—1	8—12	9	—	—
„ „ 3	9,25	68	57 : 11	35	30	1,4	$^1/_{6,6}$	0—1	8—12	9	—	—
„ „ 4	7	—	—	25	—	—	—	—	—	9	—	—
„ „ 5	8	—	—	35	—	—	—	—	—	9	—	—
„ „ 6	8,5	69	58 : 11	34	29	1,3	$^1/_{6,5}$	0—1	9—13	9	—	—
„ „ 7	7,5	67	56 : 11	32	27	—	—	—	—	—	19	8—26
„ „ 8	8	70	56 : 14	35	28	—	—	—	—	—	—	—
„ „ Parker's Exempl.	9	67	56 : 11	33	29	—	—	—	—	—	—	—

6. Die Chorda.

Die Chorda bietet prinzipiell nichts von den Verhältnissen der anderen Acranier Abweichendes, nur einige Details sind zu erwähnen, durch die sich die 3 Arten voneinander unterscheiden. Das Verhalten der Chorda im Vorderende sehen wir in den Figg. 15—17 dargestellt. Sie zeigen uns zunächst, daß *A. stenurus* (Fig. 17) eine stärkere und plumpere Chorda besitzt als die beiden anderen Arten. Bei *A. valdiviae* (Fig. 15) erstreckt sich die Chorda ziemlich gerade verlaufend bis in die äußerste Spitze des Rostrums; nur ein klein wenig ist der vor dem Gehirn gelegene Teil nach der Dorsalseite abgebogen. An der Stelle, an der diese Biegung beginnt, wird die Chorda von ventralwärts durch das hier liegende Präoralorgan ein wenig eingebuchtet (s. auch Fig. 14). Bei *A. pelagicus* dagegen ist das vordere Ende der Chorda erst sanft

nach abwärts gekrümmt und in seinem äußersten Ende wieder horizontal gestellt. Bei *A. stenurus* schließlich verläuft die Chorda erst unter dem Gehirn ein wenig dorsalwärts und biegt dann nach der Ventralseite (Fig. 17). Auch im Schwanz verhält sich die Chorda verschieden, so daß man schon am nichtpräparierten Tier hieran sofort die Arten unterscheiden kann. Bei allen 3 Arten erstreckt sich die Chorda noch ziemlich weit hinter das letzte Myotom, am wenigsten bei *A. valdiviae* (Fig. 5, 6, 7). Bei diesem endet sie ziemlich stumpf vor der Spitze der Schwanzflosse (Fig. 6). Bei den beiden anderen Arten, besonders bei *A. pelagicus*, zieht sie sich zu einer winzig feinen Spitze aus, die bis in die äußerste Schwanzspitze reicht (Fig. 5, 7). Im hintersten, wie im vordersten Ende der Chorda waren die Kerne der Zellen meist noch erhalten. In Fig. 8 ist das Vorderende wiedergegeben, an dem sehr schön die vordersten eine Reihe bildenden Zellen zu sehen sind, die dann nach hinten in die bekannten 3 Reihen übergehen.

7. Die Muskulatur.

Die visceralen Muskeln sollen bei den betreffenden Organen besprochen werden, hier nur die in Form der bekannten geknickten Muskelsegmente angeordnete Stammmuskulatur. Ihre Anordnung, die Verschiebung der beiden Körperhälften gegeneinander, sowie die schöne Querstreifung der Muskelelemente entspricht genau den Verhältnissen des *Amphioxus*. Die Zahl der Segmente und ihre Verteilung auf die Körperregionen ist auch bei *Amphioxides* ziemlich konstant. Die diesbezüglichen Zählungen sind in Tab. II, S. 19 zusammengestellt. Bei *A. pelagicus* zählte ich bei 8 Exemplaren, deren Größe zwischen 5 und 10 mm schwankte, stets 67 Segmente, von denen teils 14 teils 15 hinter der Afteröffnung lagen. Diese Zahlen stimmen genau mit GÜNTHER's Angaben überein. Die abweichenden Zahlen von COOPER und TATTERSALL beruhen wohl auf dem schlechten Erhaltungszustand der betreffenden Exemplare. Bei *A. stenurus* fand ich an den beiden mir vorliegenden Exemplaren übereinstimmend die Formel $70 = 55 + 15$. Am wenigsten konstant sind die Zahlen bei *A. valdiviae*. Hier fand ich 67, 68, 69 und sogar einmal 70 Myotome, von denen mit Ausnahme des letzteren Exemplars stets 11 hinter der Afteröffnung lagen. Auch PARKER giebt für sein Exemplar, das nach der Abbildung des Hinterendes zu *A. valdiviae* gehört, die Zahl $67 = 56 + 11$ an; die von ihm angegebene Nummer für den *Atrioporus* ist natürlich aus der Luft gegriffen, da ein solcher ja fehlt. Etwas verschieden verhalten sich die Myomeren und zwar ihre ventralen Teile im Vorderende der 3 Arten. Die Ursache des verschiedenen Verhaltens ist die Ausdehnung der Mundspalte, worauf wir später zurückkommen werden. In den Figg. 15—17 ist deutlich zu erkennen, daß bei *A. valdiviae* (Fig. 15) die ventralen Myotomhälften in einem sehr spitzen Winkel nach hinten abgeknickt sind, während sie bei *pelagicus* und noch mehr bei *stenurus* kaum zusammengeschoben erscheinen.

8. Die Cölotomräume der Schnauze.

An die segmentale Muskulatur wollen wir die eng damit zusammengehörigen Cölotomräume der Schnauze anschließen. Als Cölotom bezeichnet VAN WIJHE (1902) die Höhle eines Myotomes und versteht unter dem allgemeineren Begriff Myocöl eine Höhle, deren Wand zum Teil in parietale oder viscerale Muskulatur umgewandelt ist. Bei *Amphioxus* finden sich sowohl

embryonal als auch im ausgebildeten Tier in der Schnauze eine Anzahl Hohlräume, deren Anordnung für die Kopfmetamerie der Amnioten von Bedeutung ist. Es sind dies ein ventraler, ein dorsaler und je ein lateraler Raum. Von der ventralen Rostralhöhle wollen wir erst später bei Betrachtung des Präoralorgans und des Splanchnocöls reden. Von den beiden seitlichen wissen wir seit HATSCHEK (1881), daß sie sich als rostrale Ausstülpungen des 1. Somiten entwickeln, mit dem sie auch beim erwachsenen Tier noch in Zusammenhang stehen. Der dorsale Hohlraum endlich steht nach VAN WIJHE (1902) mit keinem anderen Raum in Verbindung, von seiner Entwickelung ist nur bekannt, daß er schon sehr früh auftritt. Bei *Amphioxides* liegen die Verhältnisse etwas komplizierter, indem außer den lateralen Rostralhöhlen zwei dorsale und zwei ventrale vorhanden sind. Betrachten wir einen Querschnitt ganz vorn durch die Schnauze (Fig. 47), so sehen wir ventral eine größere Höhle, die später zu besprechende ventrale Rostralhöhle (*Rh. v*), seitlich von der Chorda die lateralen Rostralhöhlen (*Rh. l*) und sodann über der Chorda zwei verschieden gestaltete Kanäle, von denen wir den dorsalen bereits mit den Flossenkästchen besprochen und als dorsalen Rostralkanal bezeichnet haben (*drk*). Den darunter liegenden Kanal wollen wir als subdorsalen Rostralkanal bezeichnen (*sdrk*), über dessen Bildungsweise uns die gleiche Figur auch Aufschluß giebt; wir sehen nämlich auf diesem Schnitt, daß die lateralen Rostralhöhlen in offener Kommunikation mit diesem Kanal stehen, der von hier aus sich bis in die vorderste Schnauzenspitze erstreckt. Den zwischen ventraler Rostralhöhle und Chorda liegenden Kanal wollen wir ventralen Rostralkanal (*vrk*) nennen. Er erstreckt sich ebenfalls in der gleichen Lage bis zur vordersten Schnauzenspitze, ist aber in den Schnitten weiter rückwärts bis zum 1. Myotom zu verfolgen. Und hier können wir sehen, daß er als ein quergestellter Kanal unter der Chorda die erhaltene Höhle der beiden ersten Myotome, die Cölotome, miteinander verbindet. Die gegenseitigen Beziehungen dieser Räume, die sämtlich von einem Endothel ausgekleidet sind, sind in Fig. 33 schematisch dargestellt. Wir sehen da von oben nach unten übereinander liegen: 1) dorsaler Rostralkanal (*drk*), 2) subdorsaler Rostralkanal (*sdrk*), 3) Chorda (*ch*), 4) ventraler Rostralkanal (*vrk*), 5) ventrale Rostralhöhle (*Rh. v*). Wir sehen ferner bei *qkd* die dorsale Verbindung der beiden Cölotome durch den Querkanal, der nach vorne den subdorsalen Rostralkanal sendet, und bei *qkv* den ventralen queren Verbindungskanal, der nach vorne den ventralen Rostralkanal sendet. Ganz ventral liegt dann die ausgedehnte ventrale Rostralhöhle. Im Totalbild von der Seite gesehen, sehen wir schließlich in Fig. 34 die Wandungen dieser Kanäle, deren Endothel meist aus nebeneinander gereihten vielgestaltigen Zellen besteht, wie dies auch schon für das Endothel der Flossenkästchen bemerkt wurde. VAN WIJHE (1902) giebt an, daß die mediale Wand der lateralen Rostralhöhlen des *Amphioxus* von spindelförmigen Zellen ausgekleidet sei, die er als glatte Muskelzellen ansieht. Es dürfte sich da auch um ähnliche modifizierte Endothelzellen handeln. Die von der Wandung dieser Hohlräume ausgehende Gallertbildung bei *A. pelagicus* wurde bereits oben erwähnt. Wir sehen also aus dieser Darstellung, daß das 1. Cölotom in reichem Maße im stande ist, die verschiedenartigsten Hohlräume abzugeben, eine Fähigkeit, die für die späteren allgemeinen Betrachtungen von Belang ist.

Noch einer weiteren, ebenfalls vom Cölotom ausgehenden Bildung haben wir zu gedenken. Bei *Branchiostoma* findet man in der Umgebung der Spinalnervenwurzeln innerhalb der skeletogenen Schicht Lymphräume, die nach HATSCHEK (1888) als Reste der vom Myocöl ausgehenden

Sklerotomfaltenausstülpung aufzufassen sind und von RAY LANKESTER (1889) auch direkt „Intraskeletal Lymph-spaces of the Myotomes“ genannt werden. Diese Säume findet man auch bei *Amphioxides* aber nur in den 2 oder 3 vordersten Segmenten. In Fig. 29 auf Taf. VIII ist ein solcher in seiner Lage neben der Chorda dargestellt (*sph*). Auf den Schnitten kann man auf das deutlichste verfolgen, wie diese Räume in das Cölotom einmünden und wie sie so als nach rückwärts getriebene Ausstülpungen dieser Hohlräume erscheinen. Auch in dem Schema Fig. 33 sind sie für das 2. Myotom eingezeichnet.

9. Das Nervensystem und die Sinnesorgane.

Das centrale Nervensystem des *Amphioxides* stimmt in seinem Bau derart mit dem des *Amphioxus* überein, daß wir nicht näher darauf einzugehen brauchen. Es beginnt, wie dort, mit einem kleinen Gehirn, an dem alle die von den verschiedenen Autoren beschriebenen Teile zu erkennen sind und setzt sich als Rückenmark bis in die hinterste Schwanzspitze fort. Der vorderen Wand des Gehirns ist der wohlausgebildete Pigmentfleck eingelagert, von dem wir weiter unten noch sprechen werden, und in dem ganzen Rückenmark finden sich die bekannten Pigmentzellen in segmentalen Gruppen angeordnet und zwar die der rechten und linken Körperseite alternierend. Von dem Rückenmark entspringen in der bekannten Weise die Spinalnerven, über die ebenfalls nichts Besonderes mitzuteilen ist. Dagegen muß ich mit einigen Worten auf das Verhalten der vordersten Nervenpaare eingehen, da wir ihre Anordnung später bei der Diskussion der Segmentierung des Vorderendes berücksichtigen müssen.

Vor dem 1. Muskelsegment (nach HATSCHEK [1892] das 2. Myomer) finden sich bei *Amphioxus* 2 Nervenpaare, die nur als dorsale Nerven ausgebildet sind. Das erste Paar entspringt am Vorderende des Gehirns und zieht dorsal über die Chorda nach vorn, um das Epithel der vordersten Schnauzenspitze zu versorgen. HATSCHEK deutet ihn als einen N. lateralis, der zu dem nächstfolgenden Nerven hinzugehört. Dieser letztere besteht aus 2 oft bis zum Ursprung gesonderten Portionen, einer vorderen, die einen starken N. lateralis dorsalis und ventralis abgiebt und das übrige Rostrum versorgt, und einer hinteren, welche 2 Cutanei dorsales, einen Cutaneus ventralis und einen N. visceralis abgiebt. Dieser letztere trägt bereits zur Bildung des Mundplexus bei. Bei *Amphioxides* lassen sich diese Nerven ausgezeichnet am Totalpräparat studieren. Der 1. bildet als ein sehr kräftiger Stamm jederseits die direkte Fortsetzung des Hirnbodens. Auf Schnitten kann man deutlich erkennen, wie er nicht als scharf abgesetzter Nerv vom Gehirn entspringt, sondern wie dieses sich ventral und seitlich allmählich zu dem Ursprung des Nervenpaares verjüngt. Dementsprechend setzt sich auch ein sehr feiner kanalartiger Fortsatz des Hirnventrikels in den Ursprung dieses Nervenpaares fort. In Fig. 47 ist diese Stelle gerade im Querschnitt getroffen (*n I*). Man sieht den Ursprung der beiden Nerven noch durch das vorderste Hirnende verbunden und sieht den feinen Kanal im Inneren eines jeden. Für die Deutung dieses Nervenpaares erscheint mir dies von Wichtigkeit, wie später ausgeführt wird. Der Nerv versorgt auch bei *Amphioxides* die vorderste Schnauzenspitze. Wie Fig. 10 zeigt, verästelt er sich mit einigen kurzen Aesten an dieser und zwar, worauf ich Wert lege, vor dem Vorderende der Rostralhöhlen. Von dem sogenannten 2. Nerven ist in Fig. 10 nur das dargestellt, was HATSCHEK die

vordere Portion nennt (*n II*). Sie bildet auch hier einen dorsal hinter dem Hirn entspringenden mächtigen Stamm, der sich an der Schnauze verästelt. Dieser teilt sich aber nicht wie bei *Amphioxus* in 2 große Aeste, die HATSCHEK als dorsalen und ventralen Lateralast ansah, sondern giebt eine Anzahl von dorsalen und ventralen Aesten ab, die eine große Regelmäßigkeit zeigen. Der dorsale und der ventrale Ast gehen stets an der gleichen Stelle von dem Hauptstamm ab und an diesen Punkten liegen stets einige Kerne der Nervenscheide. Zunächst geht kurz vor dem Ursprung des Nerven ein dorsaler und ventraler Ast ab (d_5 und v_5), von denen sich ersterer nach Art eines gewöhnlichen Ramus cutaneus dorsalis verästelt, letzterer wie ein Ramus ventralis reich verästelt einen Teil der rostralen Seitenwand versorgt. Vor diesen folgt dorsal wie ventral ein kleiner Ast d_4 und v_4 und weiterhin ein ebensolcher d_3, zu dem ich den ventralen Ast nicht auffand. Es folgen dann schließlich 2 Paar kräftiger Aeste d_2 v_2, d_1 v_1, die sich dorsal und ventral reich an der Rostralflosse verzweigen, wie am besten aus der Fig. 10 zu erkennen ist. Hier sieht man auch an der Gabelungsstelle von d_1 und v_1 eine größere Anzahl von Scheidekernen liegen.

Auch die hintere Portion dieses sogenannten 2. Nerven ist wohlentwickelt. In Fig. 14 ist von ihrer peripheren Verästelung etwas eingezeichnet. Wie HATSCHEK für unseren *Amphioxus* angiebt, so hat auch bei *Amphioxides* dieser Nerv einen Ramus cutaneus dorsalis und ventralis und einen Ramus visceralis. Bei *Amphioxus* geht letzterer Ast nach HATSCHEK bereits in den visceralen Mundplexus ein. Hier dagegen tritt er — und zwar ist es nur der der rechten Seite, soweit ich sehen kann — nach vorn und verzweigt sich an dem später zu besprechenden Muskel des präoralen Sinnesorgans, den er innerviert. Der Ramus cutaneus ventralis läuft dagegen annähernd horizontal nach vorn und verästelt sich in dem Gebiet der ventralen Rostralhöhle. Für die Deutung dieses Nerven wie der übrigen besprochenen, ist dies von größter Bedeutung, wie wir später ausführen wollen.

Bekanntlich finden sich im Bereich der ersten beiden Nerven bei *Amphioxus* die sogenannten QUATREFAGES'schen Körperchen, die bald als Sinnesorgane, bald als periphere Ganglien gedeutet werden. Bei *Amphioxus* scheint ihre Verbreitung in den peripheren Verästelungen dieser Nerven nicht sehr regelmäßig. Nach FUSARI (1889) bestehen sie aus 2, 3 oder 4 Nervenzellen, die von einer schalenförmigen Endothelhülle umgeben sind und direkt mit den Nervenfasern in Verbindung stehen. Peripher entspringen ebenfalls 1, 2 oder 3 Nervenfasern, die unter dem Epithel endigen. Die Größe der Körperchen ist verschieden. HEYMANS und VAN DER STRICHT (1892) konnten sich aber nicht überzeugen, daß in den Körperchen echte Ganglienzellen vorhanden sind. Bei *Amphioxides* finden sich diese Körperchen ebenfalls in der vordersten Schnauzenspitze und zwar dorsal mehr wie ventral (Fig. 18). Sie sitzen an sämtlichen Endästen des 1. Nerven, wie am 1. und 2. dorsalen und dem 1. ventralen Ast des 2. Nerven. Ein Ast trägt nur ein einziges solches Körperchen, das in dem subepidermalen Gewebe direkt unter der Epidermis liegt. Wegen ihrer Kleinheit kann ich leider nicht viel über die Struktur angeben. Man findet innerhalb einer schalenförmigen, von 1 oder 2 Zellen mit platten Kernen gebildeten Hülle eine kugelige, stärker lichtbrechende Zelle, die durchaus nicht das Aussehen einer Ganglienzelle hat (Fig. 10 *Qu*). Mir scheint es nicht im geringsten zweifelhaft, daß wir es hier mit Sinneskörperchen zu thun haben; mehr läßt sich darüber zunächst nicht sagen.

Außer diesen in ihrer Deutung unsicheren Organen und den Augenflecken des Rücken-

markes besitzt *Amphioxides* wie auch *Amphioxus* nur noch ein als Sinnesorgan anzusprechendes Organ, die sogenannte KÖLLIKER'sche Geruchsgrube. Ihre Deutung ist eine sehr schwankende, indem man sie bald mit dem Geruchsorgan, bald mit der Hypophyse, bald mit einem Teil der Epiphyse homologisiert. Sicher ist nur ihre Entstehung aus dem Neuroporus, der bei jungen Tieren noch von dem Hirnventrikel nach außen führt, sich aber später schließt, so daß die nachträglich nach links verlagerte Grube durch einen kurzen Nerv, den sogenannten N. olfactorius, mit dem Gehirn in Verbindung steht. Bei *Amphioxides* ist dieses Organ auch gut entwickelt und nimmt ebenfalls eine Lage links über dem Gehirn ein (Fig. 14 *koe*). Bei meinen Exemplaren, die ja allerdings nicht ausgewachsen sind, steht die Grube stets noch in offener Verbindung mit dem Hirnventrikel; bei dem völlig ausgebildeten Organisationszustand der Tiere ist es mir aber sehr wahrscheinlich, daß dieser primitive Zustand zeitlebens bestehen bleibt. Als primitiv fasse ich auch ein Verhalten auf, das in Fig. 9 und 11 dargestellt ist. Fig. 9 stellt das Gehirn mit der KÖLLIKER'schen Grube nach einem Totalpräparat, von der Seite gesehen, dar. Es fällt dabei sofort auf, daß von dem vorderen Pigmentfleck des Gehirns eine Pigmentstraße durch den Neuroporuskanal in die Riechgrube sich erstreckt. Das Gleiche erkennt man in Fig. 11, einem Schnitt durch Gehirn und Neuroporus, dessen Kanal mit einer Pigmentmasse ausgefüllt ist, die sich außen zwischen die hohen Sinneszellen der KÖLLIKER'schen Grube erstreckt, innen mit dem in einem anderen Schnitt folgenden Pigmentfleck zusammenhängt. Ich glaube, wie gesagt, daß dies Verhalten primitiv ist und uns die wahre Bedeutung des Organs zeigt, seine Beziehung zu dem intracerebralen Sehorgan, die wir auch bei Ascidienlarven wiederfinden. Näher werde ich darauf im allgemeinen Teil einzugehen haben.

10. Das Präoralorgan und die ventrale Rostralhöhle.

In seiner klassischen *Amphioxus*-Arbeit beschrieb HATSCHEK (1881) ein Organ der jungen *Amphioxus*-Larve, welches man seitdem als das Präoralorgan oder die HATSCHEK'sche Grube bezeichnet. Es ist dies eine links vor dem Mund ausmündende Grube, die mit dem larvalen Mundschlitz durch eine Wimperrinne verbunden ist. Ihre Entwickelung ist nach HATSCHEK eine sehr merkwürdige. Auf frühen Embryonalstadien schnüren sich vom Vorderende des Darmes 2 Divertikel ab, die zunächst ganz symmetrisch sind, bald aber sich verschieden verhalten, indem das rechte zu einem dünnwandigen Säckchen wird, das sich ausdehnt und die sogenannte Rostralhöhle — unsere ventrale Rostralhöhle — bildet, während das linke dickwandig ist und bald nach außen durchbricht und so das Präoralorgan bildet. Bei der Metamorphose der Larve wird das Organ in die sekundäre Mundhöhle einbezogen und bildet hier das Räderorgan. Dieser Darstellung trat LEGROS (1898) in einer ausführlichen Untersuchung entgegen und gab an, daß die Rostralhöhle sich unpaar vom vordersten Darmabschnitt abschnüre, während das Präoralorgan unabhängig davon als eine linksseitige Ektodermeinstülpung sich entwickle. MAC BRIDE (1900) stellte sich dagegen wieder auf HATSCHEK's Seite und giebt an, daß LEGROS die betreffenden Stadien gar nicht vorgelegen hätten. Für die vergleichend-anatomische Betrachtung der beiden Organe ist ihre Entwickelung von größter Wichtigkeit. Wir werden darauf im allgemeinen Teil zurückkommen müssen und wollen hier nur die thatsächlichen Verhältnisse bei *Amphioxides* betrachten.

Das Präoralorgan ist bei allen 3 Arten sehr wohlentwickelt und ist seiner Ausbildung nach ein funktionsthätiges Organ. Da zwischen jüngeren und älteren Tieren kein Unterschied im Entwickelungsgrad besteht, eher es bei älteren noch besser entwickelt ist als bei jüngeren, so kann gar kein Zweifel bestehen, daß das Organ, so wie es angetroffen wird, den ausgebildeten Zustand repräsentiert. Beginnen wir mit HATSCHEK's linkem Entodermsäckchen, dem eigentlichen Präoralorgan. Seine Lage vor dem blinden vorderen Ende des Darmes erkennen wir in den Figg. 15, 16, 17*prg*, die uns auch die relativen Form- und Größenverhältnisse bei den 3 Arten zeigen. Bei *A. valdiviae* (Fig. 15) erscheint das Organ, von der Seite gesehen, schlanker und relativ kleiner als bei *A. pelagicus* (Fig. 16), am umfangreichsten bei *A. stenurus* (Fig. 17). Die linksgelegene Oeffnung erscheint gewöhnlich als ein gestreckter, schmaler Schlitz (Fig. 14). Ist dieser aber völlig geöffnet, so sehen wir, daß er aus 2 Schenkeln besteht, einem horizontalen und einem senkrecht davon abbiegenden vertikalen (Fig. 45). Es hängt dies mit einer Gliederung des Organes in 3 Abschnitte zusammen, die auch bei der *Amphioxus*-Larve, wenn auch nicht in solchem Maße, vorhanden ist. Um zunächst diesen Abschnitten keine erst zu beweisende Deutung unterzulegen, will ich die LEGROS'schen Bezeichnungen stomodäaler und hypophysaler Abschnitt nicht gebrauchen und die 3 zu unterscheidenden Abteilungen des Organs als Haupthöhle, dorsalen und ventralen Blindsack des Präoralorgans bezeichnen. Die Haupthöhle ist ein mit dem horizontalen Schlitz sich öffnender Sack, der sich von der linken Körperseite bis über die Sagittalebene hinaus nach rechts erstreckt, wie es der Querschnitt Fig. 50 zeigt (*prg.h*). Sie ist von einem hohen, aus sehr schmalen Zellen bestehenden Epithel ausgekleidet und besonders umfangreich bei *A. stenurus*. Diese bildet dorsal in der Sagittalebene, direkt unter der Chorda, einen Blindsack, der allerdings beinahe kein Lumen besitzt, so hoch sind die ihn auskleidenden Epithelzellen. Dieser dorsale Blindsack (*prg.d.*) ist in dem Schnitt Fig. 49 getroffen, wo man seine Erstreckung bis dicht unter die Chorda erkennt. Bei *A. valdiviae* ist dies so stark, daß dadurch die Chorda eine Einbuchtung erleidet, wie Fig. 14, 15, 45 zeigen. Die etwas abweichenden Proportionen und Formverhältnisse bei *A. pelagicus* sind am besten aus dem Schnitt Fig. 70 zu entnehmen. Der ventrale Blindsack hat dagegen ein weites Lumen (Fig. 50, 51*prg.v.*). Er hat eine deutliche Herzform (Fig. 14) und entspringt am hinteren Ende des Hauptsacks und erstreckt sich von hier, unter diesem liegend, nach vorn. Seine Ursprungsstelle am Hauptsack ist so gelegen, daß der vertikale Schenkel der Oeffnung (Fig. 45) direkt in diesen Sack führt. Sein Epithel ist ein wenig höher als das der Haupthöhle, aber nicht so hoch als das des dorsalen Blindsackes. Am schönsten ist er bei *A. valdiviae* entwickelt (Fig. 14, 15, 45), weniger stark bei *A. pelagicus* (Fig. 16) und sehr gering nur bei *A. stenurus* (Fig. 17).

Es wurde gesagt, daß das Organ vor dem vorderen blinden Ende des Darmes liegt. Es ist dies so zu verstehen, daß sich rechts dieser Darmblindsack noch eine Strecke weit über die hintere Grenze des Präoralorgans nach vorn erstreckt (Fig. 50—53). In seinem vordersten Abschnitt liegt dieser präorale Darm (Fig. 50*prod.*) sogar der Wand der Haupthöhle dicht an. In Fig. 45, die diese Teile von links gesehen im Umriß darstellt, erkennen wir das gleiche Verhalten, wie es aus den erwähnten Schnitten hervorgeht. Auch zu dem Mund steht das Präoralorgan in Beziehung; es ist mit ihm ebenso wie bei jungen *Branchiostoma*-Larven durch eine tiefe Rinne verbunden, die sich direkt vom hinteren Ende der schlitzförmigen Oeffnung zum vorderen Mund-

winkel fortsetzt. Sie ist deutlich in Fig. 14 *vri* zu erkennen, ebenso in den Schnitten Fig. 53—55 zu verfolgen. Auf diese Verbindung werden wir noch einmal zurückkommen müssen.

Der entwickelungsgeschichtliche Partner des Präoralorgans ist nach HATSCHEK (1881) die ventrale Rostralhöhle, die, wie erwähnt, nach LEGROS eine davon unabhängige Bildung ist. Hier bei *Amphioxides* ist die morphologische Zusammengehörigkeit der beiden Organe klar ausgesprochen. Die ventrale Rostralhöhle ist ein Hohlraum von beträchtlicher Ausdehnung, dessen Form wir am besten aus dem Schema Fig. 33 erkennen. Hier sehen wir die Höhle sich von einer Strecke weit hinter dem Vorderende des präoralen Darmes bis in die vorderste Schnauzenspitze ausdehnen. Ihr hinteres Ende ist stark nach links herüber geschoben und zipfelartig verschmälert. Auf der Höhe des Präoralorgans dehnt sie sich dann weit nach rechts aus, bleibt aber stets ventral von diesem Organ. Dann verschmälert sie sich wieder und zieht als ventral gelegener Hohlraum bis zur Schnauzenspitze. Vergleichen wir damit nun die Querschnitte auf Taf. VIII Fig. 47 ist ein ganz vorn dicht vor dem Gehirn durch die Schnauze geführter Schnitt. Wir sehen hier die ventrale Rostralhöhle (*Rh.v*) als hohen seitlich komprimierten Raum die ventrale Rostralflosse ausfüllen (s. auch Fig. 69 für *A. pelagicus*). Ein wenig nach hinten, etwa in der Gegend des Neuroporus (Fig. 48) sehen wir die Höhle sich erweitern. Eine Einstülpung der Epidermis auf der linken Seite zeigt uns den Beginn des Präoralorgans an. Der in Fig. 49 abgebildete Schnitt zeigt uns die Lagebeziehungen zum Präoralorgan in der Gegend von dessen dorsalem Blindsack. Die ventrale Rostralhöhle ist ein weiter Raum, in den der ventrale Abschnitt des Präoralorgans hineinhängt. Sie erstreckt sich jetzt dorso-ventral abgeplattet nach rechts. Auf dem folgenden Schnitt hat sich dies insoweit geändert (Fig. 50), als die Höhle sich jetzt weniger weit nach rechts erstreckt, was in Fig. 51 noch ausgeprägter ist. Mit dem hinteren Ende des Präoralorgans sehen wir die Höhle in Fig. 52 ganz nach links verschoben und in Fig. 53 endlich ganz links, der Verbindungsrinne zwischen Präoralorgan und Mund dicht anliegend das hinterste zipfelförmige Ende der Höhle.

Wodurch wird diese Verlagerung der Rostralhöhle nun bedingt? Es sind zwei Faktoren, einmal die Beziehung zum Präoralorgan und dann die zur allgemeinen Leibeshöhle. Wir müssen die ventrale Rostralhöhle als einen zum Präoralorgan zugehörigen Leibeshöhlenabschnitt betrachten, d. h. die nach HATSCHEK ursprünglich gleichwertigen Urdarmdivertikel haben sich so gesondert, daß das rechte ein Splanchnocöl zu dem linken abgiebt, also mit seinem visceralen Blatt dieses überkleidet. Daß dem so ist, geht ja deutlich aus den Figg. 49—52 hervor. Noch mehr aber erhellt dies daraus, daß die Rostralhöhle eine viscerale Muskulatur für das Präoralorgan liefert. In Fig. 14 sehen wir, daß vor dem Präoralorgan, dicht unter der Chorda, ein Muskelbündel entspringt (*prsm*), das nach ventralwärts ausstrahlend im Bogen um die Oeffnung des Präoralorgans zieht. Ein besonders differenzierter Zug dieses Muskels läuft als eigenes Bündel auf der unteren Lippe dieser Oeffnung. Wir wollen den Muskel als Schließmuskel des Präoralorgans bezeichnen, denn er bewirkt bei seiner Kontraktion, daß die untere Lippe vorhangartig in die Höhe gezogen und gegen die obere gepreßt wird. Diesen Muskel erkennen wir nunmehr auch auf den Schnitten wieder. In Fig. 48 *prsm* sehen wir seinen Ursprung dorsal unter der Chorda an der oberen Wand der Rostralhöhle und in den Figg. 52 u. 53 treffen wir seine hintere Insertion im äußersten Zipfel dieser Höhle. Die Muskelfasern sind glatte Fasern, die sich in ihrem Bau wie in ihren Beziehungen zur Rostralhöhlenwand genau verhalten wie die

später zu besprechende Mundmuskulatur zur Leibeshöhlenwand. Für die Deutung der Rostralhöhle als Leibeshöhlenabschnitt ist dies natürlich ausschlaggebend. Das Fehlen einer solchen Muskulatur wurde z. B. von Willey (1894) als besonderer Unterschied der Kopfhöhlen gegen die „myocoelomic pouches" aufgeführt. Diese engen morphologischen Beziehungen geben natürlich auch der von Legros bestrittenen Hatschek'schen Darstellung der Entwickelung dieses Organs eine weitere Stütze. Sodann sehen wir hierin die eine Begründung für den Verlauf dieser Höhle in ihrem hinteren Abschnitt: sie erstreckt sich eben bis zum hinteren Ende der Oeffnung des Präoralorgans. Die Verlagerung der Höhle — sie ist ja ursprünglich ein Organ der rechten Seite — nach links ist dagegen durch die Beziehungen zur Leibeshöhle bedingt. Die Leibeshöhle erstreckt sich, wie wir später sehen werden, nach vorne bis zum Präoralorgan. Dieses verdrängt sie nun in ziemlich weitgehendem Maße auf der linken Seite und das Gleiche thut die Rostralhöhle auf der rechten Seite. In Fig. 49 sehen wir, wie die Leibeshöhle der rechten Seite (*coe.d.*) durch die Rostralhöhle ganz nach rechts verdrängt wurde. Durch dieses Einkeilen der Höhle entsteht ein zartes Septum, das die beiden Höhlen voneinander trennt (*sept*), wie dies auch von Legros für unseren *Amphioxus* geschildert wird. Es wurde nun schon angegeben, daß der präorale Darm sich noch ein Stück seitlich vom Präoralorgan erstreckt. Dieser Darmabschnitt ist aber in dem Cölom aufgehängt und so wird in seinem Bereich die Rostralhöhle von ihm abgedrängt, nach der linken Seite zu eingeengt und das erwähnte Septum setzt sich nunmehr am präoralen Darm ventral an. Am besten ist das aus einem Vergleich der Figuren 50—53 zu erkennen. Das Septum verläuft also schräg von rechts vorne nach links hinten. Sein Verlauf und die gegenseitige Einengung der Rostralhöhle und Leibeshöhle von vorn nach hinten ist auch aus dem Schema Fig. 33 zu erkennen. Auch im Totalpräparat ist das Septum stets wahrzunehmen. Es bezeichnet die Stelle des hinteren Einschnittes, durch die die ventrale Rostralflosse abgesetzt ist (Fig. 14, 34). Deutlich ist sein Verlauf schließlich auch aus Fig. 44 zu erkennen, wo die Verhältnisse nach einem Totalpräparat von *A. pelagicus* dargestellt sind. (Das Septum ist mit *sept* bezeichnet.) Bei Betrachtung der Leibeshöhle werden wir auf diese Dinge noch einmal zurückzukommen haben. Ich erinnere nunmehr nochmals daran, daß, wie oben beschrieben, der Muskel des Präoralorgans von einem Ramus visceralis der sogenannten hinteren Portion des 2. Nerven versorgt wird, während ein Ramus cutaneus ventralis den übrigen Bereich der Rostralhöhle innerviert. Auf die Bedeutung dieser Verhältnisse wird ebenfalls später einzugehen sein.

Ueber die Funktionen des Präoralorgans hat man verschiedene Ansichten geäußert. Teils hält man es für ein Sinnesorgan, teils für ein Drüsenorgan. Wie Van Wijhe und Andrews, möchte ich mich auch letzterer Ansicht zuneigen. Die Zellen des Präoralorgans ähneln außerordentlich denen des Endostyls, während sie mit Sinneszellen nichts gemein haben. Ein so bedeutend entfaltetes Sinnesorgan müßte auch durch einen bedeutenden Nerven innerviert sein, während nur ein Ramus visceralis für den Schließmuskel festzustellen ist. Die wimpernde zum Mund führende Rinne beweist wohl auch eine Beziehung zur Nahrungsaufnahme. Weiteres kann natürlich nur die Beobachtung am lebenden Tier lehren.

II. Der Darmtractus.

Der Darmtractus ist das Organ der Amphioxididen, durch das sie sich am meisten von den Branchiostomiden entfernen und das am meisten ihre primitive Stellung doku-

mentiert. Der Darm zerfällt in den Kiemendarm und den eigentlichen nutritorischen Darm, der ziemlich weit hinten mit dem links gelegenen Anus mündet. Vorn endet der Kiemendarm blind, da der Mund auf der linken Seite gelegen ist.

a) Mund und präoraler Darm.

Betrachten wir Totalpräparate von *Amphioxides* von der linken Seite, so erkennen wir hinter dem Rostrum, seitlich und mehr nach der Ventralseite gelegen den **Mund** (Fig. 1, 2, 4, 14, 15, 16, 17). Seine dorsale Grenze ist durch den ventralen Rand der segmentalen Muskulatur gegeben. Es ist eine schmale Spalte, deren Ausdehnung bei den 3 Arten verschieden ist. Absolut wie relativ ist er am längsten bei *A. valdiviae* (Fig. 1, 14, 15). Die in Tabelle II, S. 19 zusammengestellten Maßangaben ergeben, daß hier die Mundspalte eine Länge von 1—1,4 mm besitzt, was ein Verhältnis des Mundes zur Gesamtlänge von rund 1 : 7 ergiebt. Einen Maßstab für die Länge des Mundes giebt weiterhin die Zahl der Kiemenbogen, die sich im Bereich der Mundspalte finden. Die Figg. 14 u. 15 wie die Angaben der Tabelle II zeigen, daß es nicht weniger als 9 sind, eine recht beträchtliche Zahl. Viel weniger umfangreich ist der Mund bei den beiden anderen Arten. Bei *A. pelagicus* mißt er 0,6—0,7 mm, was ein Verhältnis zur Gesamtlänge von etwa 1 : 12 bedeutet, und die gleichen Zahlen gelten auch für *A. stenurus* (s. Tab. II). Es ist dabei bemerkenswert, daß diese Relation die gleiche bleibt bei Tieren von 5—10 mm Größe. Auch die Zahl der Kiemenbogen im Bereich des Mundes ist dementsprechend eine viel geringere, nämlich 3—4. Daß der vordere Mundwinkel durch eine tiefe Rinne mit dem Präoralorgan verbunden ist, wurde bereits oben erwähnt. Es ist nur noch auf die Abhängigkeit der ventralen Knickung der vordersten Muskelsegmente von der Ausdehnung des Mundes hinzuweisen. Wie die Fig. 14—17 zeigen, sind die ventralen Segmenthälften entsprechend der Ausdehnung des Mundes zusammengeschoben. Am stärksten ist dies demnach bei *A. valdiviae* ausgebildet, dessen vorderste Segmente in einem viel spitzeren Winkel geknickt sind wie die der beiden anderen Arten.

Ein richtiges Verständnis für den Bau des Mundes gewinnt man erst aus dem Studium von Querschnitten. Es ist dazu einiges über eine charakteristische Eigentümlichkeit des *Amphioxides*-Darmes vorauszuschicken. Betrachten wir einen Querschnitt durch die Kiemendarmregion, wie ihn Fig. 60 von *A. valdiviae* und noch klarer Fig. 74 von *A. pelagicus* zeigt, so fällt uns sogleich auf, daß der Kiemendarm streng in einen dorsalen nutritorischen und einen ventralen respiratorischen Abschnitt getrennt ist (*n. A.* u. *v. A.*). Die Trennung geschieht durch zwei von links und rechts stark vorspringende Falten, in ähnlicher Weise wie es von den Enteropneusten (bei umgekehrter Orientierung) bekannt ist. Auch am Totalpräparat ist diese Trennung zu erkennen, indem die Falte als ein über den Kiemenbögen hinziehendes Band erscheint[1]). In den jüngsten Entwickelungsstadien unseres *Amphioxus* scheint diese Trennung auch wenigstens angedeutet zu sein. Im vordersten Darmabschnitt ist sie bei jungen Tieren nach der Metamorphose noch zu erkennen, weiterhin wird dann dieser Abschnitt zur Epibranchialrinne reduziert. Weiteres über diesen Darmabschnitt werden wir noch später erfahren. Betrachten wir nunmehr einen durch die Mundregion geführten Querschnitt (Fig. 56, 57, 58, 59), so fällt uns sogleich auf, daß der Mund vermittelst eines kurzen, annähernd dorso-ventral ver-

1) Dies Band wurde von COOPER an seinen sogenannten pelagischen Larven beobachtet und als eine Fortsetzung der peripharyngealen Wimperrinne durch den ganzen Kiemendarm hindurch bezeichnet.

laufenden Stomodaeum (*std*), direkt zum dorsalen, nutritorischen Darmabschnitt führt. Das Gleiche erkennen wir in Fig. 73 für *A. pelagicus*, nur daß hier das Stomodaeum besonders kurz ist. Die betreffenden Figuren lassen auch erkennen, daß der Durchbruch des Mundes in den dorsalen Darmabschnitt mitten durch die linke Hälfte der Leibeshöhle hindurch erfolgt, die dadurch in einen dorsalen und ventralen Teil (*coe.s.d* und *coe.s.v*) zerlegt wird. Dies Verhalten des Mundes scheint mir außerordentlich wichtig, da es mir der Schlüssel für die Erklärung der linksseitigen Lage des Acraniermundes und der *Amphioxus*-Metamorphose zu sein scheint, wie später erörtert werden soll.

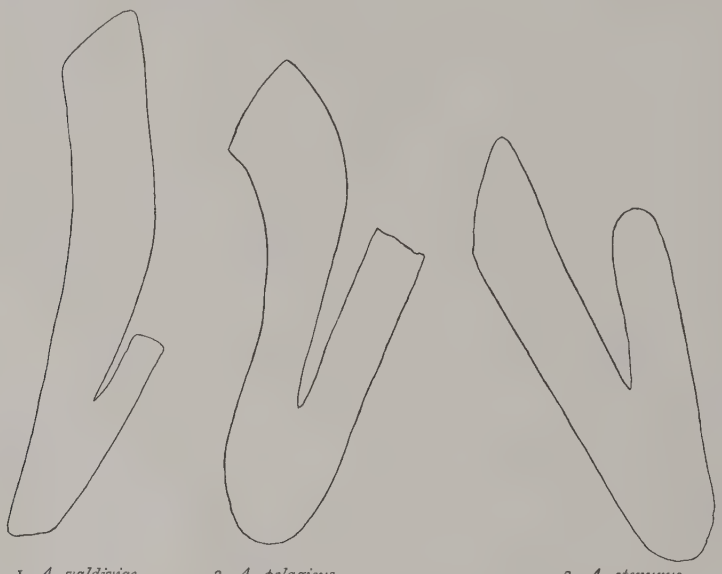
Zum Mund gehört ein besonderer Schließmuskel, der im wesentlichen ebenso angeordnet ist wie bei jungen *Amphioxus*-Larven. Dort wird er seiner späteren Funktion nach als Velarmuskel bezeichnet, eine Bezeichnung, die wir hier aber nicht anwenden können, da ja kein Velum zur Ausbildung gelangt. Wir wollen ihn den Levator labii inferioris oder kurz Mundmuskel nennen. Wie die Bezeichnung besagt, ist es kein Schließmuskel, sondern ein bogenförmig um die Mundspalte ausgespannter Muskelzug, der bei seiner Kontraktion die Unterlippe vorhangartig in die Höhe zieht und gegen die Oberlippe preßt. Seine vorhangartige Anordnung und die zarten, parallel verlaufenden, glatten Muskelfasern, die ihn zusammensetzen, erkennt man am besten in Fig. 14. Wir sehen hier den Ursprung des Muskels vorn unter der Chorda als breites Faserbündel, das auch nach der Ventralseite ausstrahlt, sehen ihn dann im Bogen nach hinten ziehen und scharf um den hinteren Mundwinkel herumbiegen und dann als breites Bündel, dessen Fasern auseinanderstrahlen, wieder unter der Chorda inserieren (*mu.la.*). In der gleichen Weise sehen wir den Muskel bei den beiden anderen Arten ausgebildet (Fig. 16, 17). Ursprung und Insertion in ihrer Lagebeziehung zu den Körpersegmenten ist ebenfalls in Tab. II verzeichnet. Der vordere Ursprung erstreckt sich bei *A. pelagicus* und *stenurus* über das 1. und 2. Segment, bei *A. valdiviae* auf das 1. und weiter nach vorn[1]), die Insertion bei *A. valdiviae* auf das 8. bis 13., bei den beiden anderen Arten auf das 5.—7. Segment. Die Querschnitte zeigen, daß der Mundmuskel ein echter Visceralmuskel ist, der innerhalb der Leibeshöhle liegt. In Fig. 50 sehen wir seinen Ursprung dicht unter der Chorda im vordersten Ende der linken Cölomhälfte, mit dem Beginn des Mundes und der dadurch veranlaßten Scheidung der linken Leibeshöhle sehen wir seine Querschnitte in dem ventralen linken Cölomabschnitt der unteren Stomodaeumwand anliegen (Fig. 58) und in Fig. 59 sehen wir wieder die hintere Insertion dorsal unter der Chorda.

Es wurde bereits bei Betrachtung des Präoralorgans darauf hingewiesen, daß vor dem Mund blindsackartig **der präorale Darm** sich erstreckt und die Lageverhältnisse der beiden Organe geschildert. In den Figg. 50—54 sehen wir sein Verhalten im Querschnitt. Fig. 54 zeigt uns, daß dicht vor dem Mund die dorsale und ventrale Abteilung des Darmes noch geschieden sind. Weiter nach vorn bekommt der dorsale Teil mit seinem flachen Epithel allmählich die Oberhand, der ventrale wird immer unansehnlicher (Fig. 53, 52) und schwindet schließlich ganz (Fig. 54). Der dorsale Teil wird von dem Präoralorgan immer mehr nach der Dorsalseite gedrängt (Fig. 50) und endet schließlich blind. Die gleichen Schnitte zeigen uns noch eine weitere merkwürdige Erscheinung, eine Drehung des präoralen Darmes nach links. Besonders Fig. 52 und 53 läßt uns diese Verlagerung des ventralen Darmteiles bei vollständig gewahrter Symmetrie innerhalb des präoralen Darmes erkennen. Diese Figuren zeigen uns ferner, daß

1) Als 1. Segment bezeichne ich hier das 1. Muskelsegment, seine morphologische Deutung ganz beiseite lassend.

ventral am Darm das oben besprochene Septum, das die ventrale Rostralhöhle von der Leibeshöhle trennt (*sept*), sich inseriert, und läßt uns so den Grund jener Drehung erkennen. Wir wollen später bei Besprechung der Leibeshöhle auf diese Dinge im Zusammenhang eingehen. Ich bemerke nur noch, daß es in dieser Ausprägung auf *A. valdiviae* beschränkt ist.

Im Zusammenhang mit dem präoralen Darm ist **das Endostyl** zu besprechen, denn dies gehört bei *Amphioxides* dauernd, wie bei *Amphioxus* in frühen Entwickelungsstadien, diesem vordersten Darmabschnitt an. In der Entwickelung des *Amphioxus* tritt es als ein V-förmiger Zellstrang auf der rechten Körperseite über der ersten, späteren linken Kiemenspaltenreihe auf. Erst durch die Anlage der 2. Spaltenreihe, dorsal von ihm, gelangt es zwischen die beiden Reihen und wächst dann bei der Metamorphose nach hinten aus. Bei *Amphioxides* ist das sehr wohlausgebildete Organ in ähnlicher Weise angeordnet wie bei jungen *Amphioxus*-Larven. Es erstreckt sich als ein V-förmiges Organ auf der rechten Körperseite und dorsal über den Kiemenbogen vom vorderen Darmende nach hinten. Seine Anordnung ist aus den Figg. 14—17 zu erkennen (*end*). Man ersieht daraus, daß es ventral vor den Kiemenspalten beginnt und dann im Bogen nach hinten und dorsal zieht, auf der Höhe des Mundes umbiegt und einen kurzen Schenkel nach vorn und dorsal schickt. Vergleichen wir damit nun die Schnitte Fig. 53—56. Fig. 53 zeigt uns, daß der vordere Ursprung des Endostyls genau in der ventralen Mittellinie des präoralen Darmes liegt. Dadurch, daß aber dieser Darmteil nach links herüber gedreht ist, erscheint im Totalpräparat auch das Endostyl in seinem Vorderende nach links herumgeschlungen, wie Fig. 14 zeigt. Fig. 54 und 55 zeigen uns nun, wie das Endostyl nach der Dorsalseite hinaufsteigt und wie es dann in den dorsalen Darmabschnitt hineinführt und hier der Mundöffnung direkt gegenübersteht (Fig. 56). Das Gleiche zeigt uns auch sehr schön Fig. 73 von *A. pelagicus*. Hier erscheint — wohl durch die Konservierung hervorgerufen — das Endostyl gegen die obere Mundlippe gepreßt und geradezu wie ein Abschluß des dorsalen Darmteiles. Die hierdurch schon gegebene Beziehung zum Mund ist auch aus der verschiedenen Anordnung des Organs bei den 3 Arten zu erkennen. Bei *A. valdiviae* reicht das Endostyl nur bis etwas hinter die Mitte des langen Mundschlitzes, erscheint aber sehr schlank und langgestreckt und der Hauptteil bildet zu dem kurzen dorsalen Schenkel einen sehr spitzen Winkel. Bei den beiden anderen Arten liegt jedoch das Hinterende des Endostyls hinter dem hinteren Mundwinkel, der dorsale Schenkel ist wesentlich größer und der



1. *A. valdiviae.* 2. *A. pelagicus.* 3. *A. stenurus.*

Fig. A.

von beiden gebildete Winkel stumpfer, wie die Umrißbilder Textfig. A erkennen lassen. Diese Anordnung des Endostyls ist bei dem Bau des vordersten Darmabschnittes ohne weiteres verständlich und, wie die Entwickelung des *Amphioxus* beweist, die primäre. Bekanntlich hat das Endostyl die Funktion, die Nahrungspartikel mit Schleim zu umhüllen und durch den Kiemendarm nach hinten zu befördern. Bei *Amphioxides* ist die Funktion ein wenig anders: das Endostyl bewirkt, daß die Nahrungspartikelchen nicht in die ventral gelegenen Kiemenspalten hineinfallen, sondern vom Mund aus direkt im dorsalen, nutritorischen Darmabschnitt festgehalten werden, um in diesem nach hinten zu gelangen. Wie naheliegend dies ist, zeigt am besten ein Blick auf Fig. 55, ein Schnitt, der durch Mund und vorderste Kiemenspalte geführt ist. Die Lage des Endostyls auf der rechten Darmwand und seine Erstreckung nach der Dorsalseite ist also durch die seitliche Lage des Mundes und die ventralen Kiemenspalten bedingt. Auch darauf werden wir im allgemeinen Teil im Zusammenhang zu sprechen kommen.

Als ein Organ, das in seiner Funktion das Endostyl unterstützt, betrachte ich die **kolbenförmige Drüse,** die ebenfalls bei *Amphioxides* wohlentwickelt ist. Bei *Amphioxus* tritt sie ja nur in der Entwickelung auf, um wieder zu verschwinden. Ueber ihre Bedeutung konnte man sich keine Vorstellung machen, während sie als angebliches Rudiment einer Kiemenspalte in den Spekulationen eine große Rolle spielt. Bei *Amphioxides* ist es eine schlauchförmige, von großen Cylinderzellen ausgekleidete Drüse, die mit dem Endostyl zusammenläuft und hinter dessen hinterer Grenze in den Darm mündet. Bei *A. valdiviae* ist ihr Durchmesser relativ gering und sie läuft nur entlang dem unteren Schenkel des Endostyls nach hinten (Fig. 14, 55, 56 *kbdr*). Ihre Mündung ist am Totalpräparat deutlich als elliptischer Spalt zu erkennen (Fig. 14 *kbdrm*). Querschnitte zeigen uns, daß sie in den dorsalen, nutritorischen Darmabschnitt mündet (Fig. 57 *kbdrm*). Mit der Kiemenspaltentheorie ist dies natürlich unvereinbar. Bei *A. pelagicus* und *stenurus* ist die Drüse noch mächtiger entwickelt, wie Fig. 73 zeigt. Hier nimmt sie auch an der Biegung des Endostyls teil, ist daher im Schnitt zweimal getroffen.

b) Der Kiemendarm.

Es wurde bereits geschildert, daß der Kiemendarm seiner ganzen Länge nach durch rechts und links vorspringende Falten in einen dorsalen nutritorischen oder richtiger nahrungleitenden und einen ventralen respiratorischen Abschnitt geschieden ist. Während letzterer frei in die Leibeshöhle hineinhängt und daher auch sich ohne große Mühe herauspräparieren läßt, ist die **dorsale Pars nutritoria** auf weite Strecken hin mit der Körperwand verwachsen, ein Verhalten, das uns eine Brücke zu den Verhältnissen höherer Wirbeltiere liefert. Ganz vorn in der Mundregion betrifft die Verwachsung nur ganz dorsal gelegene Teile (Fig. 55, 56) und das Gleiche trifft für das hintere Ende des Kiemendarmes zu (Fig. 61). Dazwischen ist aber die Verwachsung eine sehr ausgedehnte, erstreckt sich herab bis zu den Falten, die den ventralen respiratorischen Darmabschnitt abgrenzen (Fig. 59, 60, 74). Im ventralsten Teil, also in der Höhe der Falten, ist diese Verwachsung keine gleichmäßige, sondern eine intermittierende. Im Totalpräparat fällt uns auf, daß im Darm dorsal über den Kiemenbogen in jedem Segment genau zwischen zwei Kiemenbogen sich eine halbmondförmige, senkrecht stehende Falte findet, wie dies sehr gut in Fig. 14 (*haf*) zu erkennen ist. Sie finden sich, wie gesagt, in jedem Segment,

die vorderste dicht hinter der Mündung der kolbenförmigen Drüse. Ihr Zustandekommen wird uns durch Betrachtung von Frontalschnitten klar (Fig. 23). Auf solchen sehen wir, daß dieser Darmteil auf jeder Segmentgrenze mit der Körperwand verwachsen ist, dazwischen durch die sich einschiebende Leibeshöhle abgedrängt wird. Die Verwachsungsstellen erscheinen uns von der Seite gesehen dann als Falten. Sie sind für uns deshalb von Wichtigkeit, weil sie uns ein ausgezeichnetes Mittel an die Hand geben, die Branchiomerie zu untersuchen, wie wir weiter unten sehen werden. Der besprochene Darmabschnitt wird von einem sehr niedrigen, fast platten Epithel ausgekleidet, das dorsal am niedrigsten ist, gegen die Grenze des respiratorischen Abschnitts zu ständig an Höhe zunimmt und allmählich in das hohe Kiemenepithel übergeht. Die seitlich vorspringenden Falten werden von Cylindergeißelzellen eingenommen, deren lange Geißel durch einen auffallend deutlichen und stark färbbaren Stab mit dem Kern in Verbindung steht (Fig. 26). Gegen das Hinterende des Kiemendarmes zu wird dann das dorsale Epithel immer höher, die Zellen werden schlanker und gehen so, während auch allmählich die seitlichen Falten verstreichen, in das Epithel des nutritorischen Darmes über (Fig. 61, 62). Bei *A. pelagicus* treffen wir in diesem hintersten dorsalen Abschnitt noch eine Besonderheit an in Form zweier epithelialer Wülste, von denen der linke stärker entwickelt ist als der rechte. Sie nehmen die Grenze des dorsalen Abschnittes ein (Fig. 75 *ewu*) und bestehen aus sehr schmalen hohen Epithelzellen mit langgestreckten Kernen. Sie erstrecken sich als zungenartige Bänder durch die Region der hintersten Kiemenspalten und gehen nach hinten in das ebenso gestaltete Epithel des nutritorischen Darms über. Ich habe bereits oben bemerkt, daß die Funktion dieses dorsalen Darmabschnittes die Leitung der Nahrung in den nutritorischen Darm ist. Im Leben dürften die beiden seitlichen Falten gegeneinander gepreßt werden können und so ein Herunterfallen der Nahrung in die Kiemen verhindern. In seiner Funktion wird dieser Darmteil unterstützt durch das Endostyl, die kolbenförmige Drüse und die Anordnung des Mundes.

Wenden wir uns nunmehr der **ventralen Pars respiratoria,** dem eigentlichen Kiemendarm, zu, der dem *Amphioxides* im wesentlichen sein charakteristisches Aussehen verleiht. Sein Hauptcharakteristikum ist schon mehrfach erwähnt, die Anordnung der Kiemenspalten in einer ventralen unpaaren Reihe, eine hinter der anderen zwischen den Metapleuralfalten mündend. Durch ihre Lage entziehen sie sich so bei Betrachtung der ganzen Tiere von der Seite der Beobachtung; das, was vor allem in die Augen springt, sind die zwischen den Spalten liegenden Teile, die wir als Kiemenbogen bezeichnen dürfen. Da ihr endodermaler Anteil aus einem hohen in viele komplizierte Falten gelegten Epithel besteht, imponieren sie als in der Ventrallinie hintereinander gelagerte, im Präparat stark gefärbte Säcke (Fig. 1—4). Die Zahl der Kiemenbogen — die der Spalten ist natürlich um 1 weniger — ist bei den mir vorliegenden Exemplaren stets eine sehr beträchtliche. Das jüngste mir vorliegende Exemplar von *A. pelagicus* besaß bereits 17 bei einer Gesamtlänge von 5 mm, bei den anderen Exemplaren bewegen sich die Zahlen zwischen 24 und maximal 35. Eine direkte Proportion der Zahlen zur Körpergröße ist nicht festzustellen. So hatten bei *A. valdiviae* von 3 Tieren mit 8 mm Länge zwei 35, eins 27 Kiemenbögen, während ein anderes von nur 7 mm deren 34 hatte (s. Tab. II, S. 19). Man wird also wohl auch das Alter der Tiere nicht nach der Zahl der Kiemenbögen beurteilen dürfen.

Was die Anordnung der Spalten und Bögen betrifft, so ist bereits angegeben, daß sie

sich nach vorne bis zum präoralen Darm erstrecken, in der Gesamtausdehnung des Mundes vorhanden sind. Weit wichtiger ist aber die Frage nach ihrem Verhalten zur Körpersegmentierung, die **Frage der Branchiomerie.** In phylogenetischen Erörterungen spielt ja diese Frage eine außerordentliche Rolle; es ist deshalb vom größten Interesse, daß hier bei *Amphioxides* eine strenge Uebereinstimmung von Branchiomerie und Metamerie, also Eumetamerie, besteht. Wenn wir zunächst nur *A. pelagicus* und *stenurus* ins Auge fassen, so läßt sich hier diese Kongruenz mit Leichtigkeit feststellen: jedem Muskelsegment entspricht genau ein Kiemenbogen, zwischen je zwei Segmenten liegt eine Kiemenspalte. Auch für die vordersten Segmente läßt sich dies leicht feststellen, da sie bei der geringen Größe des Mundes nur wenig zusammengeschoben sind (Fig. 16, 17). Es zeigt sich dabei, daß bereits zum 1. Segment — wieder im Sinne von wohlausgebildetem Muskelsegment — ein, allerdings kleiner und rudimentärer Kiemenbogen gehört. Mit diesen Feststellungen stimmen auf das genaueste die sorgfältig ausgeführten Zählungen überein, die in Tab. II, S. 19 verzeichnet sind. Es ist daraus zu ersehen, daß bei diesen Arten die Zahl der Kiemenbogen genau mit der Nummer des Segmentes übereinstimmt, in dem der letzte Kiemenbogen liegt, also bei 30 Kiemenbogen der letzte im 30. Segment liegt. Das Gleiche gilt für jeden beliebigen herausgegriffenen Kiemenbogen. Eine Ausnahme macht nur das als No. 2 aufgezählte Exemplar von *A. pelagicus*. Es ist dies das jüngste mir vorliegende Tier mit 17 Kiemenbögen, deren letzter im 19. Segment liegt. Ich konnte feststellen, daß die beiden Segmente, denen kein Kiemenbogen zukommt, die beiden vordersten sind, im übrigen die Branchiomerie genau gewahrt ist. Da das Tier aber auch in anderen Organsystemen, wie dem noch sehr wenig nach rückwärts ausgedehnten Endostyl noch nicht fertig ausgebildet erscheint, so ist anzunehmen, daß die beiden fehlenden Bögen noch später gebildet werden; es folgte daraus, daß die Ausbildung der Kiemenbogen und -spalten nicht genau von vorn nach hinten vor sich geht, sondern, daß die vordersten sich in umgekehrter Reihenfolge bilden. Darüber können aber nur jüngere Tiere, als mir zur Verfügung stehen, Aufschluß geben.

Ein wenig anders und besonders interessant liegen die Verhältnisse bei *A. valdiviae*. Bei den hinteren Kiemenbögen läßt sich wieder leicht die Zugehörigkeit zu je einem Segment feststellen, bei den vorderen wird dies dadurch unmöglich gemacht, daß die ventralen Hälften der Muskelsegmente durch die bedeutende Länge des Mundes stark nach hinten gedrängt sind (Fig. 14). Da geben uns nun die segmentalen Verwachsungsstellen des Darmes, die wir oben als halbmondförmige Falten geschildert haben (*haf*) eine ausgezeichnete Handhabe. Sie finden sich ja stets und genau intersegmental und so können wir an ihnen die Segmente zählen, die zu den Kiemenbogen gehören. Fig. 14 zeigt uns, daß die Falten genau zwischen 2 Kiemenbogen liegen und dies stimmt stets, so daß also auch hier die Kiemenbögen genau segmental angeordnet sind. Nun zeigen uns die Zahlen in Tabelle II, daß stets eine Anzahl Kiemenbogen mehr angetroffen wurden, als der Segmentzahl entsprach, also bei 27 Kiemenbogen lag der letzte im 23. Segment, bei 34 im 29. u. s. w. Die größte Zahl überzähliger Kiemenbogen war 7, die kleinste 4. Nun läßt sich von hinten nach vorn fortschreitend zu jedem Segment sein Kiemenbogen feststellen: die überzähligen Kiemenbögen müssen also vor dem 1. Muskelsegment liegen. Ich habe die Zählungen immer wieder wiederholt, ohne zu einem anderen Resultat kommen zu können. Für die Betrachtung der Metamerie des Vorderendes von *Amphioxides* ist dies natürlich, wie mir scheint, von großer Wichtigkeit, wie später auszuführen sein wird.

Es wurde bereits gesagt, daß Kiemenbögen und -spalten genau in der ventralen Medianlinie hintereinanderliegen. Wortwörtlich stimmt dies nur für *A. pelagicus* und *stenurus*, wie z. B. die Schnitte Fig. 73, 74, 75 zeigen. Bei *A. valdiviae* hat dagegen eine Verschiebung stattgefunden, die am besten aus den Querschnitten Fig. 55—60 zu erkennen ist. Schon in der hintersten Kiemenregion sehen wir auf Querschnitten (Fig. 60), daß der ventrale Kiemendarmabschnitt nicht genau symmetrisch liegt, sondern ein wenig nach rechts verschoben erscheint. Die Verschiebung ist eine derartige, daß nicht etwa die Kiemenspaltenöffnung nach rechts verlagert ist, sondern daß Kiemendarm mit Kiemenfeld nach rechts gedreht sind unter Wahrung ihrer inneren Symmetrie, oder mit anderen Worten, daß die Sagittalachse des Körpers auf der Ventralseite nach rechts geknickt ist. Je weiter wir nach vorne gelangen, um so stärker wird diese Verschiebung nach rechts, am stärksten in der Region des Mundes. Hier erkennen wir aber auch deutlich die Art der Verschiebung, wir sehen, wie sich der respiratorische Darmabschnitt in sich nach rechts gedreht hat. Wir sehen (Fig. 59), wie das Kiemenfeld mitgedreht wurde und ebenso die Leibeshöhle, deren linke Hälfte dadurch ventral zu liegen kommt (*coel.s.v.*), kurz, wie die ganze Sagittalachse S—S gedreht wurde. Den Weg der Drehung zeigt uns sehr schön die rechte Metapleuralfalte, in die sich das Kiemenfeld gewissermaßen hineingewickelt hat, sie dadurch bedeutend verlängernd. Noch weiter nach vorne läßt diese Drehung wieder nach, so daß die 1. Kiemenspalte wieder genau ventral mündet; der Grund dazu ist in der Drehung des präoralen Darmes nach links gegeben, die bereits oben erwähnt wurde. Wir werden darauf noch im Zusammenhang zu sprechen kommen. Wie ist nun diese Drehung zu verstehen. Ein Blick auf die Figg. 56—59 giebt uns die Antwort: Die linksseitige Lage des Mundes und der Durchbruch des Stomodaeums in den dorsalen Darmabschnitt ist die Ursache, das Stomodaeum hat den Kiemendarm nach rechts herübergedrängt. Ich glaube nicht, daß diese Verlagerung noch rückgängig gemacht wird und nachträglich ein Zustand, wie bei den anderen *Amphioxides*-Arten, wiederhergestellt wird. Die besondere Ausdehnung und Anordnung des Mundes hat diesen Zustand dauernd nötig gemacht. Er giebt uns ein überaus wichtiges Faktum für die Beurteilung der Entwickelung des Kiemenapparates unseres *Amphioxus* an die Hand, wie wir später ausführen werden.

Wenden wir uns nunmehr dazu, den **feineren Bau des Kiemenapparates** zu betrachten. Ihn vollständig zu verstehen, sind außer den Totalpräparaten, die die Kiemenbogen von der Seite gesehen studieren lassen, vor allem Flächenpräparate des Kiemendarmes nötig. Sie wurden erhalten, indem mit einem scharfen Skalpellschnitt unter der Lupe die ventrale Körperhälfte über den Kiemenbogen abgetrennt, die Muskulatur mit Nadeln entfernt und der so isolierte ventrale Kiemendarmabschnitt ausgebreitet wurde. Um eine genügende körperliche Vorstellung zu erhalten, wurde schließlich ein Plattenmodell einer Querschnittserie angefertigt. Es wurde in unseren bisherigen Erörterungen öfters bereits von Kiemenbogen und -spalten gesprochen. Es wird gut sein, der Schilderung ihrer feineren Struktur eine Betrachtung ihres Aufbaues an Hand eines abstrahierten Schemas vorauszuschicken, vor allem auch um die Berechtigung der Bezeichnung „Kiemenbogen“ zu rechtfertigen. Ein solches Schema gebe ich in der Textfig. B. Es ist so gedacht, daß die ventrale Körperhälfte mit dem ventralen respiratorischen Darmabschnitt durch einen frontalen Schnitt abgetrennt wurde und zwar in der Längen-

ausdehnung von 2 Kiemenbogen und -spalten. Im vorderen Teil der Figur ist die seitliche Körper- und Darmwand so weit abgetragen, daß man schief von oben Kiemenbogen und -spalten sehen kann, während hinten Körper- und Darmwand bis zu ihrer Verwachsungsstelle an der Grenze des dorsalen und ventralen Darmabschnitts dargestellt sind. Die Körperwand ist unter Weglassung ihrer Muskulatur als dünnes Blatt gezeichnet, desgleichen ist die Kiemenmuskulatur fortgelassen. Wir sehen nun in der ventralen Mittellinie hintereinander zwei kastenartige Erhebungen der Darmwand, zwischen denen die Kiemenspalten (*ksp*) als je ein quergestellter, ventraler Schlitz durchbrechen. Das, was zwischen zwei Spalten liegt, müssen wir als Kiemenbogen bezeichnen. Bekanntlich gehören zu einem Kiemenbogen eines Vertebraten drei wesentliche Teile: 1) Die entodermale Darmüberkleidung, 2) der ektodermale Anteil der Körperwand und 3) ein Kiemenbogencölom, von dem die Bildung der Muskulatur ausgeht. Diese Teile sind auch sämtlich vorhanden. Der Hauptteil ist der entodermale Darmanteil, der durch die kastenartigen Erhebungen der Darmwand repräsentiert wird (*kib*). Vorne und hinten ist der Kasten am Rande der Kiemenspalte mit der Körperwand verwachsen, die ihn somit ventral abschließt. Der Kasten ist hohl, sein Hohlraum geht rechts und links in die allgemeine Leibeshöhle der betreffenden Seiten über, stellt also einen zwischen den Kiemenspalten gelegenen ventralen Verbindungskanal zwischen rechter und linker Leibeshöhle dar. Fügen wir noch hinzu, daß sich in diesem Leibeshöhlenraum, dem Kiemenbogencölom (*ki.coe*), die Kiemenmuskulatur, die im Schema weggelassen wurde, findet, so sind damit alle integrierenden Bestandteile eines Kiemenbogens gegeben. Um den Anschluß an höhere Vertebraten, der sich von hier aus sehr gut erzielen läßt, wie wir später sehen werden, zu erreichen, können wir die Beschreibung auch in einem Punkt umkehren, in dem wir die Kästchen der Darmwand nicht als Erhebungen dieser betrachten, sondern umgekehrt die zu den Spalten führenden Einsenkungen zwischen den Kästchen als Ausbuchtungen der Darmwand, die wir dann Kiemensäckchen nennen müssen. Das Schema zeigt uns schließlich noch, daß der Darmanteil des Kiemenbogens durch eine tiefe mediane Furche *mik* in zwei symmetrische Hälften geschieden wird, so also ein paariger Aufbau des unpaaren Gebildes angedeutet ist.

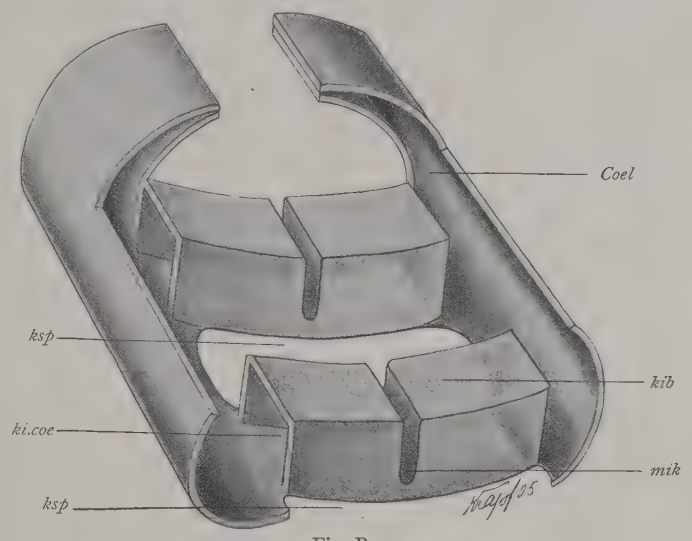


Fig. B.

Wir können nun nach dieser Orientierung dem wirklichen Bau des Kiemenbogens nähertreten. Sein wichtigster und auch kompliziertester Bestandteil ist der entodermale, das respiratorische Epithel darstellende Teil. Dieser ist nämlich in seiner ganzen Ausdehnung, nicht etwa nur in der Begrenzung der Kiemenspalten, von dem hohen respiratorischen Epithel, einem vielschichtigen Flimmerepithel überzogen. Dieses überkleidet also auch den zwischen den Spalten liegenden Bogenteil, der in dem Schema die dorsale Wand des Kästchens

darstellt, und so besteht der gesamte ventrale Darmabschnitt aus respiratorischem Epithel. Da dieses durch Einfaltungen, die wir morphologisch als Kiemenplättchen bezeichnen müssen, eine Oberflächenvergrößerung erfährt, so ist der gesamte respiratorische Darm von diesen Falten erfüllt, die auf den ersten Blick das Verständnis der Kiemenbogen sehr erschweren. Betrachten wir die Querschnitte Fig. 59, 60, 73, 74, die durch einen Kiemenbogen geführt sind, so erkennen wir die Faltungen, die bei geeigneter Schnittführung eine gewisse Regelmäßigkeit erkennen lassen. Am klarsten ist dies in Fig. 59. Hier sehen wir in der Sagittalachse eine tiefe Furche einschneiden, und rechts und links von ihr eine seichtere, die die aus der Tiefe emporsteigende Erhebung jederseits einkerbt. Betrachten wir weiterhin durch die Kiemenspalten geführte Querschnitte aus der mittleren Region des Kiemendarmes (Fig. 58), so erhalten wir stets am Rand der Spalte noch die Querschnitte von einigen von vorn oder hinten einragenden Vorsprüngen, Falten. Nur bei den vordersten rudimentären und den hintersten neugebildeten Spalten ist dies nicht der Fall (Fig. 55, 61). Wie diese Falten und Kerben zu verstehen sind, geht am besten aus Fig. 12 und 13, der Darstellung eines Plattenmodells, hervor. Fig. 12 stellt ein solches Modell von schräg oben und hinten gesehen dar. Rekonstruiert ist nur der ventrale respiratorische Darmabschnitt mit der zugehörigen Körperwand im Bereich von 3 Kiemenspalten, die Muskulatur und die Metapleuralfalten sind fortgelassen. An der dem Beschauer zugekehrten Schnittfläche führt der Schnitt mitten durch einen Kiemenbogen hindurch, und wir erkennen in der Sagittalebene die tiefe mediane Kerbe *mik—mik*, die die entodermalen Kiemenbogenteile in rechte und linke symmetrische Hälften scheidet. Es ist das derselbe Einschnitt, der in Textfig. B mit *mik* bezeichnet ist. Rechts und links von dieser Furche sehen wir die Erhebungen, die der rechten und linken Hälfte der Kästchen in Textfig. B entsprechen. Jede dieser Erhebungen ist selbst wieder durch eine tiefe, von vorn nach hinten einschneidende Furche eingekerbt. In Fig. 12 ist sie in der Schnittfläche rechts durchschnitten (*fu*). Das gleiche Bild erhalten wir auch in Fig. 13a und zwar deutlicher auf der rechten Seite, weil die linke zum Teil von der Körperwand verdeckt ist. (Hier ist der respiratorische Kiemendarm direkt von oben gesehen.) Es fällt nun sofort auf, daß zwischen rechter und linker Seite keine völlige Symmetrie besteht. Das beruht darauf, daß in dem zur Rekonstruktion gewählten Stück sich eine nur einmal angetroffene Anomalie findet. Wenn wir Fig. 13b, die dasselbe Modell von der Bauchseite gesehen darstellt, betrachten, so finden wir zwischen den mit *I* und *IV* bezeichneten Spalten, die die ganze Breite des Kiemenfeldes einnehmen, noch ein kleines, mit *III* bezeichnetes Loch. In Fig. 13a sehen wir dies Loch auch von innen und erkennen, daß zu ihm eine typische Kiemenbogenhälfte gehört (*bo III*). Hierdurch ist natürlich die Symmetrie gestört. Wie diese Anomalie aufzufassen ist, ob als sekundär eingeschaltete Spaltenhälfte oder als Spalte, deren eine Hälfte verkümmert ist, ist schwer zu entscheiden, da die Beobachtung nicht am ganzen Tier gemacht wurde. Für uns bietet sie ein wesentliches Interesse dadurch, daß sie eine gewisse Unabhängigkeit der beiden Kiemenbogenhälften demonstriert, deren Ausbildung wir als Vorstufe zur Paarigkeit betrachten müssen.

Die vordere und hintere Wand der Kiemenbogen bildet die entodermale Begrenzung der Kiemenspalten. Im Schema Textfig. C sind diese Wände als einfache, senkrecht stehende Lamellen dargestellt. In Wirklichkeit bilden diese Wände aber auch Falten und Wülste, zwischen die Spalträume eindringen, so daß dadurch die Kiemenspalten, von außen gesehen, ein spinnen-

artiges Aussehen erhalten (Fig. 13b). Wie dies zustande kommt, erkennt man am besten am Flächenpräparat des ganzen Kiemendarmes, wie es in Fig. 18 dargestellt ist (*a*, *b*, *c* sind hintereinander gereiht zu denken). Es stellt diese ein in der beschriebenen Weise angefertigtes Präparat, von oben gesehen, dar und zwar sind 3 verschiedene Ebenen des mikroskopischen Bildes eingezeichnet; zu unterst (ventral) ist die Kiemenmuskulatur, darüber die ventrale Begrenzung der Kiemenspalten und Bogen durch das Darmepithel und darüber die hufeisenförmigen paarigen Erhebungen der Kiemenbogen gezeichnet. Wenn wir uns zunächst an die mittlere Schicht halten, also die Falten der ventralen Darmwand in der Umgebung der Kiemenbogen, so können wir von hinten, den letzten neugebildeten Spalten nach vorn schreitend, die allmähliche Komplikation der Falten verfolgen. Eine neugebildete Spalte wird zunächst von einem etwa rechteckigen Band verdickten Epithels umgeben (*XXXIV*). Dies faltet sich nun mit zunehmendem Wachstum so ein, daß nach vorn 3, und zwar eine mediane und 2 seitliche, nach hinten 2 mediane Vorwölbungen getrieben werden, die, je weiter wir nach vorn kommen, um so tiefer einschneiden. Noch weiter nach vorn beginnt auch die hintere Wand, eine 3. mediale Einbuchtung zu zeigen, was in Fig. 18 bei der vor dem XXIV. Kiemenbogen gelegenen Spalte beginnt. Diese Falte schneidet ebenfalls immer tiefer ein, bis sie hier vor dem XII. Kiemenbogen wieder verschwindet. Auch die seitliche Begrenzung dieser die Spalten umschließenden Epithelwülste verhält sich bei den mittleren und vorderen Kiemenspalten ein wenig anders, indem sie hier zu einer dorsal gewandten Falte vorspringen. Der vordere Rand eines jeden Epithelbandes paßt nun genau in den hinteren des vor ihm liegenden ein, so daß wir zwischen 2 Spalten 2 in S-förmigen Schlingen parallel verlaufende Epithelwülste sehen. Diese gehören als Basis des Darmteiles der Kiemenbogen eng zusammen, denn das eben besprochene Bild wird nur durch den optischen Schnitt dieser Basis erhalten. Der Spaltraum zwischen den beiden parallel verlaufenden Bändern ist die von unten in die Vorwölbung der Kiemenbogen vordringende Leibeshöhle, die dorsal natürlich von den besonders in den Figg. 12, 13a sichtbaren hufeisenförmigen Erhebungen der Kiemenbogenhälften abgeschlossen wird. In Fig. 18 sind sie bei hoher Einstellung ebenfalls eingezeichnet, und es ist klar, daß durch sie die Verbindung zwischen den epithelialen Umgrenzungen zweier Spalten hergestellt wird. Noch eines ist aus Fig. 18 zu entnehmen, das ist der bereits erwähnte rudimentäre Charakter der vordersten Kiemenbogen und Spalten. Ihren paarigen Aufbau behalten sie aber trotzdem. In der Abbildung ist er nur scheinbar nicht vorhanden, da sich das vorderste Darmende ein wenig gedreht hat, so daß die 4 vordersten Kiemenbogen seitlich gesehen sind.

Die gegebene Schilderung bezog sich auf *A. valdiviae*. Im wesentlichen stimmt sie auch für die beiden anderen Arten, kleine Unterschiede sind aber vorhanden. Diese sind darin gegeben, daß hier die die Spalten begrenzenden Epithelialwülste massiger sind und so das Flächenbild plumper erscheint, wie Fig. 20 von *A. pelagicus* zeigt. Dementsprechend zeigen die Kiemenbogen auch von der Seite gesehen charakteristische Verschiedenheiten. Bei *A. valdiviae* muß man zu dieser Beobachtung die hintere Kiemenregion wählen, da vorn man durch die große Verschiebung des Kiemendarmes nach rechts ein halbes Flächenbild erhält (Fig. 14). Bei einer solchen seitlichen Betrachtung fällt vor allem etwas bisher noch nicht Besprochenes auf, das Verhalten der senkrechten Kiemenbogenwand in der vorderen und hinteren Begrenzung der Spalte. Fig. 19 zeigt uns von *A. valdiviae*, daß die Wand hinten sich zu einem an der Basis verdickten Pfeiler gestaltet (*pf*) und zwar wird dieser von der hinteren medialen Einbuchtung des Epithels

(*pf* in Fig. 20) gebildet. Da dies am Vorderrande des Bogens nicht der Fall ist, hier auch das äußere Körperepithel tiefer in die Spalte hineinsteigt, so kommt das in Fig. 19 und 21 wiedergegebene Bild zustande. Bei *A. pelagicus* und *stenurus* steigen dagegen Vorder- und Hinterrand des Bogens gleichmäßig zur Spalte ab, was in der Seitenansicht ein massiges kubisches Gebilde hervorruft (Fig. 22).

Nach dieser Besprechung des entodermalen Kiemenbogenanteils hätten wir noch seinen Cölomabschnitt mit der zugehörigen Muskulatur zu erledigen. Der Verlauf des Kiemenbogencöloms ist bereits an dem Schema Fig. B erläutert worden. Seine wirkliche Anordnung unterscheidet sich von diesem Schema nur dadurch, daß der Kanal in alle die entodermalen Falten miteindringt. Wir sehen dies z. B. in Fig. 12 *ki.coe*. Bei seitlicher Betrachtung der Kiemenbogen sehen wir den Kanal noch besser (Fig. 19, 21, 22), besonders gut auch seine ventrale Begrenzung durch die Körperwand, wenn, wie in Fig. 19, die Muskulatur von dieser sich durch Schrumpfung entfernt hat. Instruktiv sind auch horizontale Schnitte; in Fig. 24 ist ein solcher abgebildet, der etwas schief geführt ist, rechts höher wie links, so daß wir rechts Schrägschnitte der Kiemenbogen erhalten, links ihre ventralen Teile flächenhaft getroffen, so daß ein Bild wie im Flächenpräparat entsteht. Sehr instruktiv zeigt dieser Schnitt auch die paarige Natur des Kiemenbogens und ihre nicht vollständige Durchführung durch den ventralen Zusammenhang der beiden Hälften (*III*).

In diesem Cölomabschnitt verläuft nun die Kiemenbogenmuskulatur, eine echte viscerale Muskulatur, aus glatten Muskelfasern bestehend. Ihr Bau ist aus Fig. 25 zu ersehen; jede Faser besteht aus einer sarkoplasmatischen Grundlage, die peripher von einem Mantel kontraktiler Substanz umgeben ist und einen an der Peripherie gelagerten Kern besitzt. In der Figur sind die einzelnen Fasern schräg durchschnitten. Die Anordnung dieser Muskeln ist am besten aus den Flächenpräparaten Fig. 18 und 20 zu ersehen, wo sie rot eingetragen sind. Zu jedem Kiemenbogen gehört ein transversal verlaufendes Muskelbündel, das seitlich strahlig auseinander weicht und an der Leibeshöhlenwand inseriert, wie die Schnitte Fig. 57, 59, 60 zeigen. Diese nach dem oben Besprochenen also genau segmental angeordneten Bündel finden sich in gleicher Weise bei den vorderen rudimentären Bogen wie bei den hintersten ausgebildeten. Hinter dem letzten Bogen findet man noch einige unregelmäßige Fasern, die bei der Bildung einer neuen Spalte jedenfalls verwandt werden. Innerhalb des Kiemenbogens verlaufen die Fasern vorwiegend dicht unter der Körperwand, wie z. B. Fig. 24 *ki.mu* zeigt. Aber sie steigen auch zwischen die Falten der entodermalen Kiemenbogenwand empor, wie dies aus der Seitenansicht Fig. 21 und 22 hervorgeht. Wir sehen hier, daß sich *A. valdiviae* und *pelagicus* entsprechend der verschiedenen Gestalt der Kiemenbogen etwas verschieden verhalten. Bei *A. valdiviae* (Fig. 21) bildet der Querschnitt der Fasern ein nach hinten geöffnetes Hufeisen, während wir bei *A. pelagicus* einen vorderen, hinteren und ventralen Schenkel unterscheiden (Fig. 22). Außer diesem transversalen Muskel, den wir seiner Funktion nach vor allem als Dilatator der Kiemenspalte bezeichnen müssen, können wir noch einen zu jeder Kiemenspalte gehörigen Sphinkter unterscheiden. Wie Fig. 18 und 20 zeigen, ist dies ein geschlossener Ring von Muskelfasern, der am vorderen und hinteren Rand der Spalte mit dem betreffenden Dilatator verläuft, seitlich eine Verbindung zwischen 2 aufeinanderfolgenden Kiemenbogenmuskeln darstellt. In dieser Weise erkennen wir den Sphinkter auch in den Figg. 21, 22 (*sph*). Wie Fig. 18 ausweist, hat der Sphinkter ellip-

soidische Gestalt, nur in den vorderen Kiemenspalten erscheint er mehr viereckig. Dies ist als die eigentliche Form der äußeren Kiemenspalte zu betrachten, während die komplizierte spinnenartige Form, die Fig. 13b zeigt, die Form der inneren Kiemenöffnung darstellt[1]). Bei Spalte II dieser Figur ist die Lage des Sphinkters durch die punktierte Linie *sph* angegeben. In Fig. 18 sehen wir schließlich noch eine sonst nicht angetroffene Besonderheit der II. Spalte, nämlich eine Zerlegung des Sphinkters in 2 kreisförmige Züge, also eine Teilung der Spalte in zwei. Mit der am Plattenmodell demonstrierten Anomalie hat es nichts zu thun, da die Kiemenbogen sich normal verhalten. Ich bemerke schließlich noch, daß das Präparat auch deutlich zeigt, wie das Endostyl rechts über der Pars respiratoria des Darmes wegzieht.

Aus dieser Anordnung der Muskulatur läßt sich mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit der Mechanismus der Atmung erschließen, der im Prinzip mit dem Mechanismus der Lungenatmung übereinstimmt. Wie hier, dürfte auch dort die Erweiterung und Verengerung der Leibeshöhle eine Hauptrolle spielen. Die als Dilatator bezeichneten Muskelfasern sind ja zum größten Teil quer durch die Leibeshöhle ausgespannt, so daß bei ihrer Kontraktion die Leibeshöhle zusammengepreßt wird. Die Folge davon ist einmal, daß die Faltungen der respiratorischen Darmwand gegeneinander gepreßt und das Wasser aus ihnen herausgedrückt wird. Sodann werden jedenfalls die beiden horizontalen Falten, die die Pars nutritoria von der Pars respiratoria scheiden, gegeneinander gepreßt und verhindern damit das Ausweichen des Wassers in letzteren Darmabschnitt; und schließlich ist es mir wahrscheinlich, daß von der zusammengepreßten Leibeshöhlenflüssigkeit ein Teil in die Pterygocöls einströmt und durch deren Schwellung den Verschluß des Kiemendeckels bewirkt. Unterstützt wird dieser Vorgang noch dadurch, daß gleichzeitig bei der Kontraktion die Basis der Metapleuralfalten ja einander genähert sind. Aus den Figg. 21 und 22 erkennt man weiterhin, daß bei Kontraktion der an der Vorder- und Hinterwand liegenden Fasern, die ja in die Spaltenränder ausstrahlen, die Kiemenspalten geöffnet werden. Nach dieser Auffassung würde also während des Austreibens des Wassers eine Kiemenhöhle abgeschlossen, aus der dann hinten das Atemwasser durch einen gewissermaßen vorübergehenden Porus branchialis abströmt. Wenn nun die Kontraktion des Dilatator aufhört, erweitert sich das Cölom wieder und es entsteht somit negativer Druck, der einmal bewirkt, daß die Pterygocölflüssigkeit zur Leibeshöhle strömt, dann aber, daß die Darmwand sich ausdehnt und dadurch Wasser durch den Mund einsaugt. Gleichzeitig schließt eine Kontraktion des Sphinkters die Kiemenspalten und die auseinanderweichenden Darmfalten ermöglichen das Einströmen des Atemwassers in die Pars respiratoria.

Schließlich muß ich noch einen Punkt schärfer präzisieren, das ist das Verhältnis der Kiemenbogen zu den Einkerbungen des Epithels. Genau genommen, muß man die Wülste als Kiemenplättchen bezeichnen, denn sie sind ja Oberflächenvergrößerungen des respiratorischen Epithels. Es scheint mir allerdings hier unmöglich, eine Grenze zu ziehen, da durch die Persistenz der Leibeshöhle innerhalb dieser Falten einerseits und der Ausbildung der die Kiemenplättchen repräsentierenden Falten auf der dem Darmlumen zugewandten Oberfläche des Kiemenbogens, dieser letztere oben kontinuierlich in die ihm aufsitzenden Kiemenblättchen übergeht. Ein Vergleich des hier für *Amphioxides* beschriebenen Kiemenapparates mit dem des

1) Ich erinnere dabei an die Verschiedenheit der inneren und äußeren Kiemenöffnung bei *Balanoglossus*.

ausgebildeten *Amphioxus* ist natürlich unmöglich. Er muß bei den jüngsten Larvenstadien einsetzen, wie im II. Teil ausgeführt werden soll.

c) Der nutritorische Darm.

Ueber den nutritorischen Darm können wir uns kurz fassen. Er zieht als gerade gestrecktes Rohr vom Ende des Kiemendarmes zum ventral links gelegenen Anus. In seinem vordersten Abschnitt ist noch durch eine leichte Einkerbung jederseits die Zweiteilung des Kiemendarmes angedeutet, Fig. 62, 63. Im Verhalten zur Leibeshöhlenwand ist eine kleine Differenz zwischen *A. valdiviae* und *A. pelagicus* zu konstatieren. Bei *A. valdiviae* grenzt der Darm dorsal breit an die Körperwand an, so daß es nicht zur Bildung eines dorsalen Mesenteriums kommt (Fig. 63, 64, 65); ein solches ist dagegen bei *A. pelagicus* wohlentwickelt (Fig. 76), so daß hier der Darm frei in die Leibeshöhle hängt. Sodann findet sich eine Strecke weit vor dem Anus eine intensiver färbbare Partie, die durch ein stark verdicktes Epithel ausgezeichnet ist (Fig. 1, 3, 4 *ri*); die gleiche Struktur findet sich auch bei jungen *Amphioxus*-Larven. Durch diesen Ring führt Schnitt 64. Von *A. pelagicus* ist noch zu bemerken, daß der Darm eine Strecke weit hinter dem Kiemendarm an Volumen zunimmt, so daß er ventral fast bis zur Körperwand reicht (Fig. 76). In dieser Region ist er ventral durch faserige Zellen an der Leibeswand befestigt. Fig. 66 zeigt uns einen Schnitt durch den After, der wie bei *Amphioxus* durch einen Sphinkter verschlossen werden kann. Ein der sogenannten Leber des *Amphioxus* vergleichbares Gebilde fehlt vollständig, auch nur in einer Andeutung. Daß sie noch später gebildet werden sollte, halte ich bei dem Ausbildungsgrad der Tiere für ausgeschlossen, ihre Abwesenheit für eine Organisationseigentümlichkeit des *Amphioxides*.

12. Das Splanchnocöl.

Die Leibeshöhle wurde bereits bei den verschiedensten Organsystemen berührt, sie muß aber besonders im Hinblick auf ihr Verhalten im Vorderende noch einmal im Zusammenhang besprochen werden. Das Splanchnocöl erstreckt sich vom 1. Myotom nach hinten bis zum After. In der Region des Kiemendarmes wie des nutritorischen Darmes ist sie ein wohlentwickelter Hohlraum, da sie ja nicht wie bei unserem *Amphioxus* durch den vorwachsenden Peribranchialraum eingeengt wird. In der Nähe des Afters hört sie auf der rechten Seite früher auf als auf der linken, wie Fig. 66 zeigt. Sie ist von einem Endothel ausgekleidet, das die viscerale Muskulatur produziert, an einigen Stellen auch ein besonderes Aussehen hat, wie die in lange Fäden auslaufenden Zellen der ventralen Cölomwand in Fig. 63, die in Fig. 43 stärker vergrößert dargestellt sind. Diese Zellen fand ich nur bei *A. valdiviae* hinter dem Kiemendarm.

Rechte und linke Leibeshöhle sind im größten Teil des Körpers nicht voneinander getrennt, wir können sie aber, um die Verhältnisse im Vorderende zu verstehen, als durch die Sagittalebene getrennt annehmen. Betrachten wir einen Schnitt, der durch eine Kiemenspalte geführt ist (Fig. 56, 58), so trennt diese die beiden Cölomhälften. Eine Besonderheit ist nun im Bereich des vorderen Kiemendarmes durch die Drehung nach rechts gegeben, die hier die Pars respiratoria des Darmes erlitten hat. (Das Folgende gilt für *A. valdiviae*.) Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß dadurch auch die Leibeshöhle von links nach rechts mitgedreht

wird und so die gesamte Sagittalachse verlagert wird, wie Fig. 56, 57, 58, 59 zeigen. Es wurde des weiteren darauf hingewiesen, daß durch das mitten durch die Leibeshöhle durchbrechende Stomodaeum im Bereich des Mundes von der linken Leibeshöhle ein besonderer dorsaler Teil abgetrennt wird (*coe.s.d*). Verfolgen wir nun an Querschnitten das Cölom weiter nach vorne, so sehen wir bereits im Bereich der ersten Kiemenspalte die Drehung des Darmes wie des Cöloms rückgängig gemacht (Fig. 55), so daß die beiden Cölomhälften wieder ihre normale Lage einnehmen, die linke natürlich noch in dorsalen und ventralen Abschnitt geteilt ist. Damit ist also bereits eine entgegengesetzte Drehung der Achse eingeleitet, die weiter nach vorn immer stärker wird. Da durch die Verbindungsrinne des Mundes mit dem Präoralorgan für die linke Leibeshöhle eine Verschiebungsgrenze gesetzt ist, so wird ihr ventraler Abschnitt mehr und mehr durch die mit dem Darm links hinaufrückende rechte Leibeshöhle eingeengt (Fig. 54). Schließlich wird der ventrale linke Leibeshöhlenabschnitt ganz verdrängt, indem sich der hinterste Zipfel der ventralen Rostralhöhle in der nach links verschobenen Medianlinie einkeilt (Fig. 53, 52, 51). Von hier nach vorne ist dann links nur noch der dorsale, über dem Stomodaeum gelegene Cölomabschnitt vorhanden. Dieser erstreckt sich nun weiter nach vorn als weite Höhle bis zum Ende des präoralen Darmes; dann wird auch sie durch den sich mächtig ausdehnenden dorsalen Teil des präoralen Organs verdrängt und erhält sich nur in Form eines feinen Kanals, der lateral von der großen Höhle abgeht (Fig. 50). Dieser zieht dann ganz links gelegen nach vorne (Fig. 49 *coe.s.k*) und mündet schließlich von der Ventralseite in das 1. Cölotom ein. Auch in dem Schema Fig. 33 ist dieser Kanal zu erkennen. Die rechte Cölomhälfte wird dagegen, wie bereits beschrieben wurde, von der nach vorne sich immer stärker ausdehnenden Rostralhöhle nach rechts verdrängt und mündet schließlich mit weiter Oeffnung in das 1. Cölotom der rechten Seite (Fig. 49). Das Gleiche gilt für *A. pelagicus*, nur daß dort die beiden Drehungen weggefallen sind, über die wir jetzt noch ein paar Worte sagen müssen.

Die beiden Faktoren, die die doppelsinnige Drehung der Sagittalachse bedingen, deren Wirkung am Darm, der Leibeshöhle und den Metapleuralfalten zu erkennen ist, sind das Stomodaeum und das Präoralorgan. Beide üben aber ihren Einfluß in verschiedener Weise aus. Das Stomodaeum schiebt Darm und Leibeshöhle nach rechts, um in den dorsalen Darmabschnitt zu gelangen, verdrängt sie also. Umgekehrt dreht das Präoralorgan den vordersten Darmabschnitt nach links, indem es mit ihm verwachsen ist und ihn so nach links herüberzieht, wenn es seine entwickelungsgeschichtliche Drehung nach links vollzieht. Daß dieser Vorgang thatsächlich so verlaufen ist, zeigt uns *A. pelagicus*. Hier mündet das Präoralorgan viel mehr ventral nach links (Fig. 70), was einem primitiveren Verhalten entspricht, und in der That fehlt auch die Drehung des präoralen Darmes. Der Mund dagegen ist weiter dorsal emporgerückt (Fig. 73), mündet fast ohne Stomodaeum in den dorsalen Darmabschnitt und damit ist auch diese Drehung nach rechts nicht geschehen. *A. pelagicus* stellt also sozusagen eine Probe auf das Exempel dar.

13. Das Hatschek'sche Nephridium und die Schwammkörper.

Als Hatschek'sches Nephridium bezeichnet man ein Organ, das sich bei unserem *Amphioxus* im larvalen wie im ausgebildeten Zustande findet. Es erstreckt sich an der linken Seite

des Körpers längs des ventralen Randes der Chorda von nahe dem vorderen Mundrande bis dicht hinter das Velum, wo es in den Pharynx einmündet. Es ist ein der linken Aorta dicht angeschmiegtes Rohr, das HATSCHEK für ein Nephridium hält und es aus dem Mesoderm des 1. Metamers entwickeln läßt. VAN WIJHE (1893, 1902) bezeichnet es als Schlundfortsatz und hält es für das Rudiment der Einmündung des Darmes in die präorale Grube, also das ehemalige Stomodaeum. MAC BRIDE (1898) glaubt das Organ aus der Verbindung des linken 2. Myotoms mit dem Darm ableiten zu müssen. LEGROS (1898) giebt endlich eine genaue Darstellung der Entwickelung. Nach ihm entsteht das Organ als ein nach hinten wachsender Fortsatz der präoralen Grube, der dann in den präoralen Darm durchbricht und seine primäre Verbindung mit dem präoralen Flimmerorgan aufgiebt. LEGROS folgert daraus einen Vergleich des Organs mit der Hypophysis.

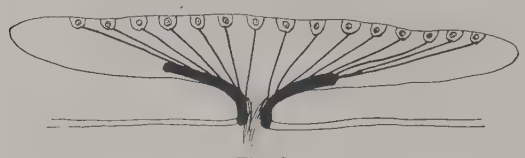


Fig. C.

Bei *Amphioxides* ist das Organ sehr wohl entwickelt. Es findet sich in der gleichen Lage wie bei *Branchiostoma*-Larven, also links unterhalb der Chorda (Fig. 50—55 *H.N*). Es stellt ein vorn und hinten verschmälertes, in der Mitte ziemlich weites Rohr dar, das im hinteren Drittel seiner Länge in den präoralen Darm dorsal einmündet. Es besitzt die bedeutende Länge von $^1/_2$ mm bei einem Tier von 8 mm Länge. Wie die angeführten Querschnitte zeigen, liegt es ebenfalls dem vorderen Ende der Aorta dicht angeschmiegt, so dicht, daß die beiden Röhren nur durch eine zarte Membran voneinander getrennt werden. Es ist dies deutlich aus Fig. 27, 28 (*Me*) zu entnehmen, die die Querschnitte dieser Region bei starker Vergrößerung wiedergeben. Fig. 27 stellt nun einen durch die Ausmündung in den präoralen Darm gelegten Schnitt dar, der uns den feineren Bau des Organs erkennen läßt und beweist, daß HATSCHEK mit der Deutung als Nephridium im Recht ist. Wir erkennen, daß die der Einmündung (*H.N.M*) benachbarten Teile der Wandung von hohen kubischen Zellen ausgekleidet sind, die auch in dem weiter hinten geführten Schnitt Fig. 28 zu sehen sind. Dorsal hört dieses Epithel auf und wir finden isolierte, runde, große Zellen, die der Trennungsmembran zur Aorta aufsitzen (*solc*). Und von diesen Zellen gehen lange und feine Röhrchen aus, die in geradem Verlauf zur Wand ziehen und hier zwischen die Wandzellen hineingesteckt sind (*solr*). Diese Zellen mit ihren Röhrchen finden sich an der ganzen dorsalen Wand des Organs und die Röhrchen konvergieren alle zur Mündung hin. Aus der Mündung aber hängen in den Darm hinein zahlreiche feine lange Geißelfäden, zwischen denen feine Körnchen eingestreut sind. Es kann nach diesem Bild gar kein Zweifel bestehen, daß wir hier Solenocytenzellen mit ihren Solenocytenröhrchen und -geißeln vor uns haben. Dies im Verein mit der engen Beziehung zur dorsalen Aorta, die vorn genau mit HATSCHEK's Nephridium endigt, beweist die exkretorische Natur des Organs zur Genüge.

Wie sollen wir seinen Bau nun morphologisch deuten? Auf Grund des beschriebenen Baues ist dies leicht, wenn wir annehmen, daß HATSCHEK's Darstellung der Entstehung der präoralen Grube die richtige ist, was mir sehr wahrscheinlich erscheint (gegen LEGROS); dann stellt die präorale Grube ein linkes Cölomsäckchen dar, somit das aus ihr entstandene Nephridium einen abgeschnürten Cölomteil. Und dieser verbindet sich dann durch ein Vornierenkanälchen

mit dem präoralen Darm. Wie dies zu verstehen ist, sehen wir in Textfig. C schematisch dargestellt. Das Kanälchen (schwarz) mündet mit weiter Oeffnung in die als Nephridium bezeichnete Röhre, die in Wirklichkeit ein Cölomabschnitt ist. Die Oeffnung entspräche der von Boveri nachgewiesenen Cölomöffnung seiner Vornierenkanälchen. Um sie herum sitzen wie dort die Solenocyten. Ob wir allerdings dieses Kanälchen mit den übrigen Vornierenkanälchen unseres *Amphioxus* in Vergleich setzen dürfen, erscheint mir wenigstens zweifelhaft. Leider war es mir unmöglich, trotz vieler Bemühung, bei *Amphioxides* solche Vornierenkanälchen festzustellen, und ich möchte ihr Vorhandensein auch bezweifeln, sie hätten sich sonst nicht leicht der Beobachtung entziehen können.

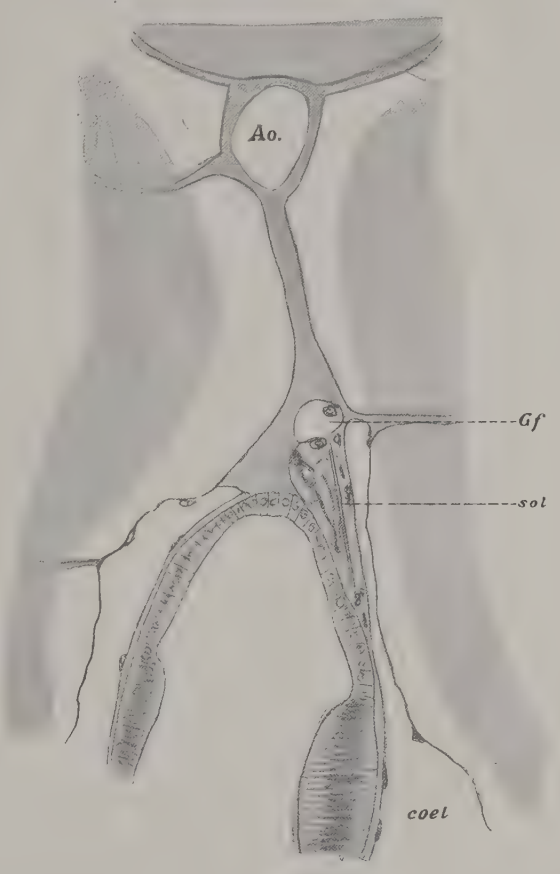


Fig. D.

Hieran muß ich die Betrachtung eines mir bis jetzt völlig rätselhaften Organs anschließen, das ich seinem Aussehen nach mit dem indifferenten Namen **Schwammkörper** bezeichnen will. Auf Querschnitten durch die Region auf der Grenze von Kiemen- und respiratorischem Darm findet man die Leibeshöhle dorsal zwischen Darm und Körpermasse von einem schwammigen Gewebe ausgefüllt, dessen Lage Fig. 61 u. 62 *Schk* zeigt. Es erstreckt sich dorsal über den Darm weg in die die Aorta umgebende Erweiterung der Stützgallerte hinein bis nahe an die Aorta heran. Richtig ausgebildet treffen wir es nur auf der linken Körperseite an, rechts findet es sich nur ganz schwach. Daß es nicht einen kontinuierlichen Gewebsstreifen in der angegebenen Region bildet — weiter vorn und hinten fehlt es völlig — sondern segmental angeordnet ist, erkennen wir auf Frontalschnitten. Fig. 32 zeigt einen solchen und läßt erkennen, daß jedesmal auf einer Segmentgrenze eine solche Gewebsmasse zwischen Darm und Körperwand eingekeilt ist. Die feinere Struktur des Organs bei *A. valdiviae* ist in Fig. 30 im Querschnitt, in Fig. 31 im Frontalschnitt gezeichnet. Der Querschnitt zeigt uns einen schwammigen Faserfilz, in den hie und da kugelige Kerne eingelagert sind. Dorsal gehen die Zellen direkt in die Stützgallerte über, ventral setzen sich einige längere Fasern teils am Darm, teils an der Körperwand an. In das schwammige Gerüst findet man nun feine, gerade gestreckte Röhrchen eingelagert (*solr*), die stets dorso-ventral verlaufen und an einem der erwähnten Kerne endigen. Daß es wirklich Röhrchen sind, zeigen unzweifelhaft die Frontalschnitte, in denen sie quer oder schräg getroffen sind (Fig. 31). Wenn wir diese Gebilde mit den Solenocyten des Hatschekschen Nephridiums vergleichen, so kann es kaum zweifelhaft sein, daß wir ebenfalls Solenocyten vor uns haben. Wie sie aber funktionieren, ist mir unverständlich. Es ist keine Spur irgend-

welcher Kanälchen bei tadellosem Konservierungszustand in dieser Gegend zu finden. Ebenso kann von einer Einmündung in den Darm keinesfalls die Rede sein. Bleibt also nur eine direkte Einmündung in die Leibeshöhle, was ein sehr merkwürdiger Zustand wäre. Bei *A. valdiviae* ist dies möglich, nicht aber bei *A. pelagicus*. Denn hier ist mit Deutlichkeit zu erkennen, daß das Organ außerhalb der Leibeshöhle liegt und ventral direkt an die Darmvenen grenzt, wie Textfig. D zeigt. Für eine exkretorische Funktion spricht dagegen wieder die reiche Blutversorgung. Bei *A. valdiviae* treten kurze ventrale Aestchen von der Aorta direkt zu dem Organ; ein solches ist in Fig. 30 getroffen. Etwas anders ist es bei *A. pelagicus*, bei dem durch die starke Entwickelung des subchordalen Gallertgewebes Aorta und Darm weiter voneinander entfernt sind (Fig. D). Hier geht in der hinteren Kiemendarmregion von der Aorta ventral ein Gefäß ab, daß sich durch den Besitz von Endothelkernen leicht als Arterie erweist. Dies tritt schräg durch die Gallerte herab und verläuft dorsal über den Schwammkörpern, zu denen es Seitenäste abgiebt, nach hinten (Fig. D, *Gef*) und scheint sich dabei zu erschöpfen. Dies ist alles, was ich über dieses Organ sagen kann; bis wir genauere Daten erhalten, möchte ich es als ein Exkretionsorgan ansprechen.

14. Das Blutgefässsystem.

Das Blutgefäßsystem des *Amphioxides* zeichnet sich durch außerordentliche Einfachheit aus. Es ist im Prinzip so gebaut wie bei unserem *Amphioxus* bei seinem Auftreten in den jüngsten Larvenstadien. Wir haben einfach ein dorsales und ein ventrales Längsgefäß, die durch Anastomosen miteinander verbunden sind. Das dorsale Längsgefäß, die Aorta, zieht in der Mittellinie unter der Chorda vom Vorder- bis zum Hinterende des Tieres; in den Querschnitten Fig. 50—67 ist sie rot eingezeichnet. Hinten dehnt sie sich ziemlich weit in die Schwanzregion aus (Fig. 67), vorne endigt sie blind mit dem vorderen Ende des präoralen Darmes. Vor der Mundregion erscheint sie ein wenig nach links herübergeschoben, wohl eine Folge der engen Beziehungen zu dem links liegenden HATSCHEK'schen Nephridium (Fig. 50—55). Hinter der Kiemenregion giebt die Aorta in jedem Segment jederseits ein dorsales und ein ventrales Gefäß ab, das zur Rumpfmuskulatur verläuft. Ihr Abgang ist in Fig. 46, einer schematischen Darstellung des Blutgefäßsystems, eingezeichnet. Das ventrale Längsgefäß, das in den Querschnitten in seinem ganzen Verlauf blau gezeichnet ist, verläuft im Schwanz unterhalb der Aorta als Vena caudalis (Fig. 67, 45 *v.c.*) bis zum After. Hier biegt es nach der Ventralseite und rechts um, verläßt seinen Platz in der Gallerte und tritt in die Leibeshöhle, sich von rechts dem Darm anlegend (Fig. 66, 65, 46). Hier bildet es zunächst einen rechts gelegenen Analplexus (Fig. 65, 46 *Apl*) und tritt dann als Vena subintestinalis unter den Darm. Unter diesem verläuft sie genau ventral liegend, indem sie das gleiche gefensterte Verhalten wie bei *Amphioxus* zeigt, so daß in einem Querschnitt das Gefäß aus 2 oder 3 Querschnitten besteht (Fig. 63, 64 *v.si.*). In diesem Verlauf nimmt sie das Blut aus dem reich entwickelten Darmvenenplexus auf, der besonders am Vorderende des nutritorischen Darmes stark entwickelt ist (Fig. 63, 64, 46 *dav*). In der Region des respiratorischen Darmes verläßt das Gefäß nun seine ventrale Lage, wird genau wie bei der *Amphioxus*-Larve mit einer Kiemenspalte durch die

ventrale Lage dieser nach rechts herübergedrängt und verläuft nunmehr rechts über den Kiemenbogen (Fig. 56—62, 46). Wir müssen von hier ab das Gefäß als Kiemenarterie bezeichnen, weshalb es auch in Fig. 46 rot eingezeichnet ist (*kia*). So verläuft es bis zu der vordersten Kiemenspalte und steigt dann am präoralen Darm rechts in die Höhe und endet gleichzeitig mit der Aorta (Fig. 50, 46). Zwischen Vena subintestinalis und Kiemenarterie ist morphologisch durchaus keine Grenze nachzuweisen, der Uebergang ein ganz kontinuierlicher. Selbst die erwähnte Fensterung des Gefäßes hält an. Da keine Leber vorhanden ist, kann auch kein Pfortaderkreislauf eingeschaltet sein. Auch das Charakteristikum der Einmündung des Ductus Cuvieri fehlt, denn weder diese noch die lateralen Körpervenen sind vorhanden. Es ist immerhin möglich, daß sie als Hauptausführgänge des Geschlechtsorganblutes bei älteren Tieren noch zur Ausbildung gelangen. Nach den Erfahrungen an *Branchiostoma* ist dies aber höchst unwahrscheinlich und wir müssen die beschriebenen einfachen Verhältnisse als dauernde Eigentümlichkeiten des *Amphioxides* auffassen. Wir haben nunmehr nur noch den Kiemenkreislauf zu erledigen. Im Bereich des Kiemendarmes giebt die Kiemenarterie in jedem Segment rechts und links ein Gefäß ab, die Kiemenbogenarterie. Das der rechten Seite ist sehr schwach und rudimentär entwickelt und steigt direkt zur Aorta der Darmwand entlang auf, da es ja durch die Verlagerung der Kiemenarterie nach rechts von der Beziehung zum Kiemenbogen abgedrängt ist. Das linke ist dagegen ein kräftiger Stamm, der zu dem Kiemenbogen tritt und sich in dessen Faltungen kapillar auflöst. Daraus sammelt sich wieder ein weites Gefäß, das, wie Fig. 24 *kibv* zeigt, am Vorderrande des Kiemenbogens vorbei zur Aorta aufsteigt. Durch die Verschiebung der Kiemenarterie nach rechts wird natürlich bewirkt, daß die linke Kiemenbogenarterie rechts und ventral von der Kiemenarterie abgeht (Fig. 46 *kiba.s.*), die rechte dagegen direkt dorsal (*kiba.d.*). Durch die ventrale Lage der Kiemenspalten ist somit eine Asymmetrie des Blutgefäßsystems bedingt. Diese Mitteilungen über das Blutgefäßsystem können natürlich nicht abschließend sein. Wie alle Autoren, die dieses Organsystem bei *Amphioxus* untersucht haben, erklären, ist es nur auf Grund des Vergleichs zahlreicher Serien näher zu verfolgen, was bei meinem Material ja ausgeschlossen ist.

15. Die Geschlechtsorgane.

Den Schluß der anatomischen Beschreibung mögen noch ein paar Worte über die Geschlechtsorgane bilden. Leider wiesen nur 3 Exemplare etwas davon auf, davon ein Tier von 8 mm erst die jüngsten Anlagen, ein weiterer *A. valdiviae* von 7,5 mm 19 Gonaden, die sich vom 8.—26. Segment erstreckten und schließlich ein *A. pelagicus* von 10 mm Länge, der 28 Gonaden vom 14.—41. Segment aufwies. Es ist dies das in Fig. 3 abgebildete Tier, dessen Geschlechtsorgane schon ziemlich weit gediehen waren. Bei allen 3 Tieren waren die Gonaden ebenso wie bei der Gattung *Assymmetron* nur auf einer Seite vorhanden und zwar rechts. Eine Gonade des *A. pelagicus* ist in Fig. 35 stärker vergrößert. Man sieht ihre Lage im Gonocöl, und daß sie hintereinander die Entwickelungsstadien bis zu Spermatiden enthält, also nahezu reif ist, etwa einen Zustand repräsentiert, wie ihn Zarnik (1904) von einem Bretagner *Amphioxus* von 28 mm Länge angiebt. Im übrigen ist die Lage der Gonaden genau wie bei *Amphioxus*;

da der Peribranchialraum fehlt, werden sie sich wohl direkt nach außen entleeren. Für uns haben sie hauptsächlich das Interesse, daß sie ausschließen, daß *Amphioxides* die Larvenform eines unbekannten Branchiostomiden sein könnte.

16. Systematische Uebersicht der Arten.

Klasse: *Acrania* HAECKEL.

(*Leptocardii* J. MÜLLER, *Cirrostomi* OWEN, *Cephalochorda* R. LANKESTER, *Homomeria* VAN WIJHE.)

I. Familie. Branchiostomidae BONAPARTE 1846.

Acranier mit Peribranchialraum, ventralem, mit Cirren ausgerüstetem Mund, Kiemendarm mit lateralen, seine ganze Höhe einnehmenden Kiemenspalten, Leber vorhanden, paarige Aortenwurzeln.

I. Genus: *Branchiostoma* COSTA 1834.

Typus 1. *B. lanceolatum* YARRELL 1836.
„ 2. *B. Nakagawae* JORDAN u. SNYDER 1901.
„ 3. *B. indicum* WILLEY 1901.
„ 4. *B. californiense* COOPER 1868.
„ 5. *B. capense* GILCHRIST 1902 (?).
„ 6. *B. caribaeum* SUNDEVALL 1853.
„ 7. *B. belcheri* GRAY 1847.
„ 8. *B. elongatum* SUNDEVALL 1852.

II. Genus: *Epigonichthys* PETERS 1876.

Typus 9. *E. cultellus* PETERS 1876.
„ 10. *E. lucayanus* ANDREWS 1893.
„ 11. *E. caudatus* WILLEY 1897 (?).
„ 12. *E. hectori* BENHAM 1901.
„ 13. *E. bassanus* GÜNTHER 1884
„ 14. *E. cingalensis* KIRKALDY 1895.
„ 15. *E. maldivensis* COOPER 1903.
„ 16. *E. agassizii* PARKER 1904.
„ 17. *E. parvus* PARKER 1904.
„ 18. *E. orientalis* PARKER 1904.
„ 19. *E. macricaudatus* PARKER 1904.

II. Familie. Amphioxididae GOLDSCHMIDT 1905.

Acranier ohne Peribranchialraum, links gelegenem schlitzförmigen Mund, unpaaren ventralen Kiemenspalten, Kiemendarm in Pars nutritoria und Pars respiratoria getrennt, ohne Leber, unpaare Aorta.

Einziges Genus: *Amphioxides* GILL 1895 mit den Charakteren der Familie.

1) *A. pelagicus* GÜNTHER. Bei der Unvollständigkeit der früheren Beschreibungen war es schwer, festzustellen, welche von den mir vorliegenden Arten dem GÜNTHER'schen Typus entspricht.

Die in dieser Arbeit so bezeichnete Art wurde wegen der übereinstimmenden Segmentzahl gewählt, die bei GÜNTHER jedenfalls die feststehendste Angabe ist. Im folgenden sollen die Unterscheidungsmerkmale der 3 Arten aufgezählt werden, wobei die vorgesetzten Nummern korrespondieren.

1) Der langgestreckte Körper geht direkt in den Schwanz über. 2) Metapleuralfalten kurz und plump, nahezu symmetrisch. 3) Rückenflossensaum im 1. Körperdrittel beginnend. 4) Schwanzflosse blattförmig. 5) Rückenflossenkästchen endigen vorn mit dem 1. Myotom. 6) Dorsale Lymphkanälchen im Rostrum vorhanden. 7) Flossenfäden schlank. 8) Rostralhöhlenwand gallertig verdickt. 9) Chorda schlank, hinteres Ende spitz in die äußerste Schwanzspitze ausgezogen. 10) Segmentzahl s. Tab. II. 11) Die vordersten Segmente ventral wenig zusammengeschoben. 12) Mundspalte kurz, etwa $^1/_{12}$ der Körperlänge, in ihrem Bereich 3—4 Kiemenbogen. 13) Stomodaeum sehr kurz. 14) Vorderer und hinterer Ursprung des Mundmuskels s. Tab. II. 15) Endostyl hinten über den Mund hinausragend. 16) Kolbenförmige Drüse von bedeutendem Durchmesser. 17) Der 1. Kiemenbogen liegt im 1. Segment. 18) Kiemendarm symmetrisch in der Medianebene. 19) Kiemenbogen massiger als bei *A. valdiviae*, vorn und hinten gleich. 20) Dilatatormuskel im Querschnitt ein oben geöffnetes Rechteck. 21) Nutritorischer Darm mit schlankem, dorsalem Mesenterium. 22) Die Schwammkörper werden durch ein besonderes Gefäß von der Aorta aus versorgt.

2) *A. valdiviae* GOLDSCHMIDT. 1) Der Körper ist vom Schwanz abgesetzt. 2) Metapleuralfalten lang und schmal, sehr unsymmetrisch. 3) Rückenflosse etwa in der Körpermitte sich als Saum erhebend. 4) Schwanzflosse paddelförmig. 5) Rückenflossenkästchen setzen sich über das 1. Myotom nach vorn fort. 6) Dorsale Lymphkanälchen im Rostrum spärlich. 7) Flossenfäden schlank. 8) Rostralhöhlenwand ohne Gallerte. 9) Chorda schlank, durch das Präoralorgan stark eingebuchtet, hinteres Ende stumpf vor der Schwanzspitze. 10) Segmentzahl s. Tab. II. 11) Die vordersten Segmente ventral stark durch den Mund zusammengeschoben. 12) Mundspalte sehr lang, etwa $^1/_7$ der Körperlänge, in ihrem Bereich 9 Kiemenbogen. 13) Stomodaeum lang. 14) Vorderer und hinterer Ursprung des Mundmuskels s. Tab. II. 15) Endostyl schlank, die beiden Schenkel in sehr spitzem Winkel geknickt, hinten bis zur Mitte des Mundes reichend. 16) Kolbenförmige Drüse von mäßigem Durchmesser. 17) Vor dem 1. Muskelsegment liegen einige überzählige Kiemenbogen. 18) Kiemendarm besonders vorn nach rechts gedreht. 19) Darmteil der Kiemenbogen schlank, vorn nicht so weit ventral erstreckend wie hinten. 20) Dilatatormuskel im Querschnitt auf einem hinten geöffneten Hufeisen angeordnet. 21) Nutritorischer Darm dorsal breit ohne Mesenterium angewachsen. 22) Zu den Schwammkörpern treten kleine segmentale Gefäße von der Aorta.

3) *A. stenurus* GOLDSCHMIDT. 1) Der Körper verschmälert sich hinten stark zum Schwanz. 2) Wie *A. pelagicus*. 3) Desgl. 4) Schwanzflosse schmal blattförmig. 5) Wie bei *A. pelagicus*. 6) Nicht beobachtet. 7) Flossenfäden breit und gedrungen mit großen Kernen. 8) Nicht beobachtet. 9) Chorda plumper als bei den beiden anderen Arten. Hinteres Ende wie bei *A. pelagicus*. 10) Segmentzahl s. Tab. II. 11) Wie bei *A. pelagicus*. 12) Desgl. 13) Desgl. 14) Desgl. 15) Desgl. 16) Desgl. 17) Desgl. 18) Desgl. 19) Desgl. 20) Desgl. 21) Nicht beobachtet. 22) Nicht beobachtet.

II. Teil.

„Es liegt in der Schwäche der menschlichen Natur, daß man gern glaubt, das engbegrenzte Gebiet, welches man gerade mit Treue und Fleiß bearbeitet, eigne sich ganz besonders zum Ausgangspunkte für weitgehende Folgerungen, und man vergißt dabei gar zu leicht, daß hinter den Bergen noch ganze, der Untersuchung bisher entgangene Welten liegen."

M. FÜRBRINGER (1897).

1. Einleitung und Ueberblick der *Amphioxus*-Entwickelung.

Der Schilderung des Baues von *Amphioxides* wurde bisher die Anschauung zu Grunde gelegt, daß wir es mit einer außerordentlich primitiven Acranierform zu thun haben, von der unser *Amphioxus* erst durch Anpassung an das Sandleben abzuleiten ist. Es liegt uns jetzt vor allem ob, dies durch den Vergleich mit dem Bau und der Entwickelung des *Branchiostoma lanceolatum* zu begründen. Selbstverständlich ist ja meine Auffassung nicht, es liegen vielmehr noch andere Möglichkeiten für die Beurteilung des *Amphioxides* vor. Man kann annehmen, daß eine Neotenie irgend eines nicht festzustellenden Acraniers vorliegt, daß junge Larven vor der Metamorphose auf die hohe See verschlagen wurden und so an der Metamorphose verhindert, ihre larvale Organisation weiterbildeten. Es ist dies eine Möglichkeit, die zweifellos diskutiert werden muß. Von Interesse ist sie allerdings nur in einem Fall, nämlich, wenn die so erhaltene larvale Organisation etwas rein Cänogenetisches ist: dann kommt *Amphioxides* weiter keine Bedeutung zu. Ist dagegen die Organisation einer *Amphioxus*-Larve vor der Metamorphose eine primitive, der damit in wichtigen Punkten übereinstimmende Bau des als neotenisch aufgefaßten *Amphioxides* somit auch primitiv, so ist es für den Morphologen recht gleichgültig, ob dieser neotenisch ist oder nicht. Es fällt dann einfach die Familie der Amphioxididen weg, unsere zu ziehenden morphologischen Schlüsse sind aber die gleichen, ob sie auf einer primitiven erwachsenen Form oder aber auf einer primitiven neotenischen Larvenform basieren. Wir haben also vor allen Dingen durch Vergleich von *Amphioxides, Amphioxus* und dessen Larven die primitive Organisation des ersteren zu erweisen. Können wir außerdem noch die Annahme der Neotenie widerlegen, um so besser. Das Gleiche gilt für eine dritte Annahme, die man machen könnte, nämlich daß *Amphioxides* etwa so wie die Appendicularien zu verstehen ist, als von an das pelagische Leben angepaßten Larvenformen abstammend. Hat sich dabei eine primitivere Organisation erhalten, so ist für die morphologischen Gesichtspunkte auch diese Auffassung belanglos. Im übrigen wird das Gleiche, das gegen die Neotenie spricht, auch hiergegen anzuführen sein.

Es wird angebracht sein, dem morphologischen Vergleich von *Amphioxides* und *Amphioxus* einen kurzen Ueberblick der Larvenentwickelung des letzteren vorauszuschicken, auf

die wir stets zurückgreifen werden müssen. Die wichtigsten hierauf bezüglichen Arbeiten sind die von Kowalevsky (1867, 1877), Hatschek (1881), R. Lankester und Willey (1890), Willey (1891). Den Ausgangspunkt bildet für uns die junge Larve, die den Kiemendarm auszubilden beginnt. Chorda und Medullarrohr sind ausgebildet, desgleichen eine große Zahl von Somiten, sowie die Leibeshöhle. Nunmehr bricht in den entodermalen Darm der Mund durch und zwar als eine zunächst kleine Oeffnung, die auf der linken Körperseite gelegen ist. Gegenüber hat sich von der rechten Darmwand die kolbenförmige Drüse abgeschnürt und ein vor ihr verlaufender, besonders differenzierter Zellstreifen stellt die erste Anlage des Endostyls dar. Hinter dem Mund nun bricht die erste sogenannte primäre Kiemenspalte durch und zwar zunächst in der ventralen Mittellinie, dann aber nach der rechten Seite herüberverschoben. Während nun neue Myotome gebildet werden und der linksseitige Mund an Größe zunimmt, treten auch weitere Kiemenspalten auf. Jede neue Kiemenspalte bricht direkt in der ventralen Mittellinie durch und wird dann allmählich nach rechts verschoben. Jede neue primäre Kiemenspalte tritt genau metamer auf, so daß von Anfang an völlige Kongruenz zwischen Branchiomerie und Metamerie, also Eumetamerie herrscht. So geht die Bildung der Kiemenspalten fort, bis eine unpaare Reihe von 12—16, gewöhnlich 14 Spalten, gebildet ist. Die vorderen liegen jetzt völlig auf der rechten Körperseite, während die hinteren mehr in der ventralen Mittellinie liegen. Die vorderen öffnen sich direkt nach außen, während die hinteren bereits in das Atrium münden, das begonnen hat, sich zu bilden. Und dies geht folgendermaßen vor sich. Bei einer Larve mit 6 oder 7 primären Kiemenspalten entstehen längs der Bauchseite zwei Verdickungen des Integuments, die sich als Falten, die Metapleuralfalten, abheben; zwischen diesen münden die primären Kiemenspalten nach außen. Von jeder dieser Falten geht nun im hinteren Körperbereich ein horizontaler Fortsatz aus, die miteinander verschmelzen und so das Atrium abschließen, ein Prozeß, der sich dann immer weiter nach vorn erstreckt. Nach hinten bleibt eine Oeffnung, der Atrioporus. Gleichzeitig wächst nun aber auch das Atrium seitlich vor ins Innere des Körpers und verdrängt hier immer mehr die Leibeshöhle. Vorn werden die Metapleuralfalten auf die rechte Körperseite verlagert, entsprechend der rechtsseitigen Lage der primären Kiemenspalten. Auch das bereits in früheren Stadien ausgebildete Präoralorgan beginnt, sich in verschiedene Abschnitte zu differenzieren.

Erst um diese Zeit beginnen die Anlagen einer 2. Kiemenspaltenreihe sichtbar zu werden. Ueber der 1. Reihe, also auf der rechten Darmwand, beginnen Verdickungen des Epithels aufzutreten und zwar abwechselnd mit den primären Kiemenspalten, die dann mit der Körperwand verlöten. Damit beginnt die sogenannte Metamorphose. Die erwähnten Verdickungen erscheinen gleichzeitig in der Zahl von 6, in ihrer Mitte bricht eine feine Oeffnung durch und indem diese sich vergrößert, erhalten wir jetzt 6 sekundäre Kiemenspalten. Erst jetzt bricht vor der vordersten dieser Spalten noch eine weitere zwischen der 2. und 3. primären Spalte gelegene durch, die jetzt dauernd 1. Spalte der sekundären Reihe. Während diese jetzt an Größe zunehmen, drängen sie allmählich die der primären Reihe nach der Ventralseite hinunter und schließlich sogar über die Mittellinie nach links herüber. Gleichzeitig beginnt jede der sekundären Kiemenspalten durch Einwuchern eines Fortsatzes von oben, des Zungenbalkens, sich in 2 zu teilen; die viel älteren primären Kiemenspalten thun das Gleiche aber erst viel später. Indessen bleiben die 14 primären Kiemenspalten nicht so erhalten wie sie waren. Schon vorher wurden 2 von den

hintersten rückgebildet und verschwanden spurlos; jetzt bildet sich auch die erste Kiemenspalte gleichzeitig mit der kolbenförmigen Drüse zurück. Die primären Spalten haben jetzt vollständig die linke Körperseite erreicht; dies gilt aber nur für die vorderen, die hinteren haben immer noch ihre Lage in der ventralen Mittellinie beibehalten. Indem sich noch eine sekundäre Spalte hinten gebildet hat, sind jetzt 8 vorhanden und es werden bis auf weiteres keine neuen gebildet. Dagegen werden jetzt die hinteren der primären Spalten rückgebildet, bis ebenfalls nur mehr 8 vorhanden sind; es werden also im ganzen 6 primäre Kiemenspalten rückgebildet und zwar zu verschiedenen Zeiten, bald früher, bald später. Nunmehr beginnt auch am Mund eine Veränderung, er verläßt die linke Körperseite und wandert allmählich nach der Ventralseite. Bei dieser Drehung, deren Details für uns nicht in Betracht kommen, wird das Präoralorgan ins Innere der Mundhöhle einbezogen, und Tentakelapparat und Velum angelegt. Schließlich hat auch das Endostyl bei all diesen Veränderungen seine ursprüngliche Lage an der rechten Pharynxwand, wo es in Form eines V lag, aufgegeben. Bei der Ausbildung der sekundären Kiemenspaltenreihen kam es zwischen diese und die primäre zu liegen und mit der Verschiebung der primären Spalten auf die linke Körperseite erreichte es die ventrale Medianlinie, in der es zwischen den beiden Kiemenspaltenreihen nach hinten wächst. Nunmehr ist das sogenannte kritische Stadium erreicht, in welchem die Larve das freie pelagische Leben aufgiebt und zu Boden sinkt. Sie besitzt 8 metamere doppelgeteilte Kiemenspalten jederseits, von denen die linke Reihe zuerst in der ventralen Mittellinie angelegt, dann nach rechts verschoben und schließlich wieder nach links gewandert war (primäre Kiemenspalten), die rechte dagegen erst viel später in ihrer definitiven Lage angelegt wurde. Der ursprüngliche linke Mund liegt in der ventralen Symmetrieebene, das ursprünglich rechtsseitige Endostyl ebenfalls. Jetzt legen sich neue Kiemenspalten in sehr großer Zahl und unabhängig von der Metamerie an, und so wird allmählich der Zustand des erwachsenen Tieres erreicht.

2. *Amphioxides* und *Amphioxus.*

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, diese überaus merkwürdigen Entwickelungsvorgänge zu erklären. Man nahm z. B. an, daß die Larven sich auf die rechte Körperseite legten, weshalb der Mund nach links verschoben wurde. Diese und ähnliche mit den Thatsachen nicht übereinstimmende und wenig besagende Erklärungen können wir füglich außer Acht lassen und uns nur mit dem meines Wissens einzigen Versuch einer näheren morphologischen Begründung, dem von WILLEY (1894) befassen. Dieser Forscher geht davon aus, daß es als selbstverständlich anzusehen ist, daß die sogenannten primären Kiemenspalten, die rechts angelegt werden, ursprüngsprünglich der linken Seite angehören, zu der sie auch später wieder gelangen. Wir müssen uns vorstellen, daß diese ursprünglich linksseitigen Kiemenspalten durch eine Drehung der Darmwand nach rechts verschoben wurden. Die rechtsseitigen Kiemenspalten würden dann zeitweilig aus Mangel an Raum obliterieren, während die ventrale Mittellinie auf die rechte Seite verschoben würde. Die gleiche Ursache ist es, die auch die Lage des Mundes auf der linken Körperseite bedingt; da aber die postulierte Drehung von links nach rechts vor sich ging, so muß der Mund ursprünglich dorsal gelegen sein. Diese Drehung ist übrigens nicht so zu verstehen, daß eine wirkliche Drehung stattgefunden hat, sondern nur so, daß die formativen Centren

für Kiemenspalten, Mund, Endostyl etc. durch das Auftreten eines störenden Elementes gezwungen wurden, ihren ursprünglichen Platz aufzugeben. Dieses störende Element aber ist die nach vorwärts wachsende Chorda, deren Ausdehnung bis ins Vorderende des Tieres als ein cänogenetischer Vorgang aufzufassen ist. Durch sie wurde der Mund gezwungen, die dorsale Mittellinie zu verlassen und nach der linken Seite herabzuwandern. Die larvale Asymmetrie des *Amphioxus* ist daher ein rein sekundärer, cänogenetischer Vorgang.

Nehmen wir an, daß die supponierte Wanderung des Mundes von der Dorsalseite herab trotz aller dem entgegenstehenden Schwierigkeiten möglich wäre, so wären damit die meisten und merkwürdigsten Vorgänge der Metamorphose doch nicht erklärt. Warum entstehen die primären Kiemenspalten gerade in der ventralen Mittellinie, auch hinter dem Mund, wo nichts sie hindert, ihre „ursprüngliche" linksseitige Entstehung beizubehalten? Warum sind die sekundären Spalten verhindert durchzubrechen, bevor sich eine so große Zahl wie 14 primäre gebildet haben und wieso haben sie dann auf einmal den ihnen vorher fehlenden Platz zur Entwickelung? Warum bilden sie sich dann in der angeführten Unregelmäßigkeit und besonders warum bilden sie sich im Bereich der hinteren primären Spalten nicht, wo man es am ersten erwarten sollte? Warum bildet sich zu der ersten primären Spalte kein Partner? Warum werden nicht weniger als 6 primäre Kiemenspalten wieder rückgebildet, obwohl doch später die Spalten sich ungeheuer vermehren? Warum behalten diese Spalten trotz der Anlage der sekundären, die doch eine Rückdrehung bedingen müßte, ihre ventrale Lage bei? Warum eilen die so viel später gebildeten sekundären Spalten den primären in der Bildung des Zungenbalkens voraus? Auf alle diese und die damit zusammenhängenden Fragen kann auf Grund von Willey's Annahme keine Antwort gegeben werden. Wenn aber in der Entwickelung eines Organismus Absonderlichkeiten auftreten, die wir nicht vom Standpunkt des biogenetischen Grundgesetzes aus verstehen können, so finden wir die betreffenden Vorgänge stets mechanisch oder physiologisch durch die besonderen Lebensverhältnisse bedingt, falls nicht einfach Abkürzung der Entwickelung vorliegt. Aus den Lebensbedingungen können wir aber die betreffenden Vorgänge gar nicht verstehen. Denn warum sollte z. B. eine pelagische Larve nicht im stande sein, symmetrische Organe symmetrisch zu entwickeln, wenn sie nachträglich dies doch bewerkstelligen kann? Stehen wir also schon trotz Willey's Erklärung in fast allen merkwürdigen Punkten doch vor dem gleichen Rätsel, so wird ihr der Boden vollständig durch Van Wijhe's Nachweis entzogen, daß der Mund in Wirklichkeit ein Organ der linken Körperseite ist. Van Wijhe (1889) konnte nachweisen, was dann von Hatschek (1892) und Heymans und Van der Stricht (1897) bestätigt wurde, daß der Mund des *Amphioxus* ausschließlich von Nerven der linken Körperseite innerviert wird. Die gleiche Linksseitigkeit liegt für die Muskulatur wie für die Leibeshöhlenabschnitte der Mundregion vor. Da aber die Innervierung eines Organs bekanntlich außerordentlich konservativ ist und so uns die sicherste Basis für seine morphologische Zugehörigkeit liefert, so ist Van Wijhe's Auffassung des *Amphioxus*-Mundes als eines thatsächlich linksseitigen Organs meiner Ansicht nach unumstößlich feststehend. Damit fällt auch das Wenige, was durch Willey's Annahme erklärt werden kann, weg und wir müssen uns nach einer anderen, allen Thatsachen Rechnung tragenden, Erklärung umsehen.

Und da erhebt sich denn die Frage: Welche zwingenden Gründe liegen eigentlich vor, die sogenannte Metamorphose des *Amphioxus* als cäno-

genetischen Vorgang aufzufassen, ist es nicht möglich, in ihr die Rekapitulation eines phylogenetischen Vorgangs zu sehen? Die bisherige Antwort auf die erste Frage ist: der Vorgang ist cänogenetisch, weil wir ihn auf Grund der vorliegenden Thatsachen phylogenetisch nicht erklären können. Denn es ist doch wohl nicht denkbar, daß die Vorfahren des *Amphioxus* nur eine linksseitige Kiemenspaltenreihe besaßen, daß diese später zu einer rechtsseitigen, dann wieder zu einer linksseitigen wurde, als die fehlende rechtsseitige hinzuerworben ward. Dies ist richtig, wenn man die Verhältnisse des ausgebildeten *Amphioxus* zu Grunde legt. Wie aber, wenn die Bezeichnung primäre und sekundäre Spalten nicht nur die Reihenfolge der Entwickelung angäbe, sondern einer wirklichen morphologischen Verschiedenheit entspräche, wenn also die linke und rechte Kiemenreihe des *Amphioxus* wirklich ganz heterogene Dinge wären? Das klingt allerdings auf den ersten Blick hin absurd, daß durchaus symmetrische Organe verschiedenerlei Herkunft sein sollen. Und doch ist es nicht schwieriger anzunehmen, als die rein linksseitige Zugehörigkeit des scheinbar medianen symmetrischen Mundes, die ohne den erbrachten morphologischen Beweis auch niemand geglaubt hätte. Und doch glaube ich mit der Sicherheit, die ein solcher Beweis haben kann, beweisen zu können, daß in der That die Larvenentwickelung des *Amphioxus* nur phylogenetisch zu verstehen ist, daß mit der einzigen Annahme, daß wir in *Amphioxides* eine primitive Form vor uns haben, in lückenloser Kette die Entwickelungsvorgänge des *Amphioxus* verständlich werden und wir schließlich auch zu einem wesentlich besseren Anschluß der Acranier an die höheren Chordaten gelangen als bisher.

Das, was *Amphioxides* vor allen Dingen charakterisiert, ist die ventrale unpaare Kiemenspaltenreihe und ihre eumetamere Anordnung. Läge uns *Amphioxides* vor, ohne daß wir über die Entwickelung des *Amphioxus* Bescheid wüßten, so möchte wohl niemand zweifeln, daß diese Kiemenspalten ein unpaares in der Symmetrieebene gelegenes Organ darstellen. Und daran müssen wir auch festhalten, denn es deutet nichts darauf hin, daß etwa nur eine Seite einer Doppelreihe vorläge. Wenn wir zunächst von der für *A. valdiviae* beschriebenen Rechtsdrehung absehen, so liegen Kiemenspalten und -bogen genau in der ventralen Mittellinie, eingesäumt von den genau ventralen Metapleuralfalten. Jeder einzelne Kiemenbogen stellt wieder ein bilateralsymmetrisches Gebilde dar, so daß wir eigentlich von rechten und linken Bogen sprechen können, die nur noch unvollständig getrennt sind. Ein Blick auf Fig. 57 erläutert dies ohne weiteres, und ich glaube, daß man unbefangen dies Bild nur als das eines unpaaren symmetrischen Organs auffassen kann. Man müßte den Thatsachen schon ziemlich Gewalt antun, wenn man etwa annehmen wollte, daß durch die sekundäre Verlagerung einer linksseitigen Kiemenspaltenreihe in die Symmetrieebene sie auch sekundär eine innere Symmetrie angenommen habe. Und anders käme man doch über diese Thatsache nicht hinweg. Noch auffallender wird es schließlich, wenn man die Kiemenbogenmuskulatur betrachtet, deren Bilateralität doch besonders in die Augen springt. Beweisend ist schließlich auch ein Punkt, der zunächst als ein Einwurf bezeichnet werden könnte; aus Fig. 12b ersehen wir, daß die Kiemenspalte selbst ziemlich unregelmäßig geformt ist, daß sie in ihrer Gesamtheit ein wenig schräg gestellt ist. Abgesehen von der Anomalie, die an der rekonstruierten Stelle, wie erwähnt, vorlag, hat dies seinen Grund darin, daß bei *Amphioxides* wie bei *Amphioxus* rechte und linke Myotome ein wenig gegeneinander verschoben sind. Da die Kiemenbogen aber rein metamer sind, sowohl von links wie von rechts

betrachtet, so haben sie eben diese Verschiebung mitgemacht: das aber beweist auch, daß sie der rechten wie der linken Körperhälfte angehören, also Organe der Symmetrieebene sind. Und nun bedenke man, daß bei *Amphioxus* die Kiemenspalten zunächst als eine unpaare Reihe in der ventralen Mittellinie entstehen, daß sie genau segmental sich bilden wie bei *Amphioxides*, daß dieser Zustand bis zu der bedeutenden Zahl von 14 Spalten fortgeführt wird, die zunächst ja auch bilateral symmetrisch sind. Leider wissen wir über ihre Muskulatur nur, daß sie existiert, ihre genauere Kenntnis gäbe vielleicht weitere bedeutsame Uebereinstimmungen mit *Amphioxides*. Dazu nehme man die Thatsache, daß einmal nach Bildung jener 14 primären Kiemenspalten erst die sekundäre Reihe gebildet wird, daß diese sich in ganz anderer Art anlegt als die erstere und daß ein großer Teil der primären Reihe wieder rückgebildet wird; daß ferner während dieser ganzen Zeit in der Lebensweise der Larve oder ihrer sonstigen Entwickelung keine solche Veränderung eintritt, die dies alles begreiflich machen könnte. Aus all dem, vor allem aber der durch nichts verständlichen Rückbildung vorhandener Organe, die später ja doch wieder gebildet werden, allerdings in prinzipiell verschiedener Weise, nämlich nicht mehr metamer, kann nach Analogie mit anderem Bekannten nur der eine Schluß gezogen werden, daß in der *Amphioxus*-Entwickelung mit diesem Moment eine phylogenetische Etappe abgelaufen ist und eine neue beginnt. Und nun haben wir in *Amphioxides* dieses erste Stadium klar und prägnant ausgeprägt, sehen, daß hier jener Zustand mit dem weiteren Wachstum des Tieres unverändert weitergeführt und fortgebildet wird — man denke an 35 rein metamere Kiemenbögen von unverändertem Bau — ist es da nicht die nächstliegende Annahme, daß *Amphioxides* zunächst in Bezug auf die Kiemen eine primitive in der Entwickelung des *Amphioxus* rekapitulierte Stellung einnimmt?

Kann aber dieser Bau der *Amphioxides*-Kiemen als neotenisch überhaupt verstanden werden, individuell neotenisch wie die Amphibienlarve oder phylogenetisch neotenisch wie die Appendicularie? Ich halte es für durchaus unmöglich. Das, was solche Larven charakterisiert, ist ja die Erhaltung von durch die abweichende Lebensweise der Larve bedingten Organen im geschlechtsreifen Zustande in Folge des Beibehaltens jener Lebensweise, also die Kiemen der Amphibien oder der Ruderschwanz der Appendicularien. Solche Organe stellen aber entweder wirkliche phylogenetische Stufen dar, wie die Kiemenatmung der Amphibien, oder aber sie sind cänogenetische Anpassungen an die larvale Lebensweise. Falls *Amphioxides* im ersteren Sinn neotenisch sein sollte, so ist das, wie oben schon betont, prinzipiell gleichgültig. Es ist ja auch absolut nicht zu beweisen, ebenso wie etwa für die Perennibranchiaten beide Anschauungen, primitiv und phylogenetisch neotenisch mit Erhaltung primitiver Merkmale, vertreten werden, ohne daß dadurch ihre vergleichend-anatomische Bedeutung beeinträchtigt wird. Es kommen also nur Anpassungscharaktere an das Larvenleben in Betracht. Was soll aber nun im Bau des Kiemenapparates des *Amphioxides* oder der jungen *Amphioxus*-Larve so gedeutet werden, ganz abgesehen davon, daß man nicht leicht im Zweifel darüber sein kann, daß *Amphioxus* von freilebenden Formen abzuleiten ist? Die Eumetamerie der Kiemen doch gewiß nicht; sie ist nach allem, was wir wissen, der für die Wirbeltiere primitive Zustand. Ganz undenkbar ist aber auch, daß die Ausbildung nur einer Kiemenspaltenreihe und zwar der linken und ihre Verlagerung auf die Ventralseite eine Anpassung an das pelagische Leben darstelle. Ich wüßte nicht, wie man auf diesem Wege weiterkommen wollte. Es hat ja auch in der That niemand versucht,

die Entwickelung der *Amphioxus*-Kiemen so zu deuten; die oben wiedergegebene Hypothese WILLEY's beweist ja, daß man nur eine Verschiebung der Entwickelungsvorgänge infolge anderer Einflüsse vermutete. Es müßten also, falls neotenische Entwickelung solcher Art vorliegt, diese Einflüsse spezifische Larvenorganisationen sein, denn sind sie phylogenetisch zu verstehen, dann gilt ja auch für sie das oben Gesagte. Und sind sie — in WILLEY's Annahme ist es der Mund — nicht aus den Bedingungen des Larvenlebens zu verstehende Cänogenien, so können sie auch nicht zur neotenischen Entwickelung Anlaß geben, denn ein Tier wird nicht bei Beibehaltung seiner Lebensweise in irgend einem mit der Lebensweise in keinem Zusammenhang stehenden Ausbildungsgrad seine weitere Entwickelung aufgeben und neotenisch werden. (Parasiten bilden davon nur scheinbar Ausnahmen.) Also zunächst unabhängig von anderen Organsystemen betrachtet, ist der Kiemendarm des *Amphioxides* als Neotenie ganz unverständlich, sein primitiver Zustand aber mit allen Thatsachen in Einklang.

Die Kiemenanordnung könnte also sekundär durch ein anderes für die specifische Larvenorganisation charakteristisches Organ bedingt sein, von ihm korrelativ abhängig sein, so daß für das Einsetzen einer neotenischen Entwickelung dieses in Betracht zu ziehen sei. Es könnte also z. B. die merkwürdige linksseitige Lage des Mundes bei *Amphioxides* und den *Amphioxus*-Larven eine specifische Anpassung an das Larvenleben sein und dann durch diese Lage eine Hemmung der Entwickelung der rechten Kiemenspaltenreihe bedingt sein. Ich will es bei Besprechung dieser Möglichkeit gar nicht als Schwierigkeit auffassen, daß bei *Amphioxus* der Mund noch seine seitliche Lage hat, wenn bereits beide Kiemenspaltenreihen vorhanden sind. Das könnte ja eine Verschiebung in der Reihenfolge der Entwickelungsvorgänge sein. Zunächst können wir uns in keiner Weise vorstellen, warum eine seitliche Lage des Mundes mit der pelagischen Lebensweise zusammenhängen soll, etwa wie der Froschschwanz mit dem Wasserleben der Larve. Vor allen Dingen aber müssen wir mit der unerschütterlichen Thatsache rechnen, daß der Mund weder durch direkten Einfluß der Lebensweise noch in Abhängigkeit von anderen Organen nach links verschoben sein kann, da seine Innervierung ihn zeitlebens als ein Organ der linken Seite erweist. Ich glaube, daß dies gar nicht genug betont werden kann, als eine fundamentale Thatsache, mit der jede Betrachtung des *Amphioxus* rechnen muß, und daß es einer der wichtigsten Schritte in der Erkenntnis der Organisation der Acranier war, als VAN WIJHE dies in das richtige Licht setzte. Eine morphologische Erklärung der *Amphioxus*-Entwickelung muß also aufzeigen, warum die Acranier in von allen anderen Chordaten abweichender Weise einen linksseitigen Mund zur Entwickelung brachten und nicht etwa, warum der Mund zeitweilig nach links verlagert wird. Auf die diesbezügliche VAN WIJHE'sche Tremostomatheorie wollen wir später zurückkommen.

Es käme also schon aus diesem Grund eine Verschiebung des Mundes als Ursache für die absonderliche Kiemenentwickelung des *Amphioxus* und als larvaler Charakter, von dem eine neotenische Bildung ausgeht, in Wegfall. Aber selbst wenn wir von dieser fundamentalen Thatsache absehen, läßt sich die Sache nicht durchführen. In WILLEY's Theorie war ja angenommen worden, daß durch die Verschiebung des Mundes von der Dorsalseite herunter der Darm so gedreht wurde, daß die linken Kiemenspalten nach rechts herüber verschoben wurden und so die Bildungsstätte für die rechte Spaltenreihe so weit dorsal gedrängt wurde, daß ihre Ent-

wickelung unmöglich war. Dies stimmt aber, wie uns *Amphioxides* lehrt, nicht mit den Thatsachen überein, denn wir können zeigen, daß nicht die Kiemenspalten so nach rechts verlagert werden, daß der Darm dabei zusammengeschoben wird, sondern daß vielmehr die ganze ventrale Hälfte des Körpers eine Drehung nach rechts erleidet. Ich weise auf die oben für *A. valdiviae* gegebene Darstellung hin, bei dem ja ebenso wie bei den *Amphioxus*-Larven die ventralen Kiemenspalten scheinbar nach rechts herübergeschoben werden. Wir konnten dort mit Klarheit feststellen — ein Blick auf Fig. 57 beweist es besser als alle Worte — daß die ganze Medianebene mit ihren symmetrischen Organen, also deren Leibeshöhle, Kiemenfeld und Metapleuralfalten nach rechts gedreht wurden. Die Kiemenspalten haben also morphologisch ihre ventrale Lage beibehalten, der Darm hat seine bilaterale Symmetrie nicht im geringsten verloren, nur die Sagittalachse ist ventral geknickt worden. Wenn also *Amphioxides* überhaupt Bildungsmaterial für eine dem *Amphioxus* entsprechende 2. Kiemenspaltenreihe besäße, so wäre sie durch nichts gehindert auch zur Entwickelung zu kommen. Bei *Amphioxides* sind diese Verhältnisse durchaus klar, bei den in dem entsprechenden Stadium stehenden *Amphioxus*-Larven durch deren embryonalen Charakter nicht so deutlich. Zweifellos ist aber auch hier das Gleiche der Fall, wenn wir bedenken, daß die Kiemenspalten ebenfalls in einem ventralen von den beiden Metapleuralfalten eingefaßten Kiemenfeld sich öffnen, das vorne nach rechts herübergeschoben ist. Wenn also der Mund einen Einfluß auf die Gestaltung des Kiemendarmes überhaupt hat, so ist er sicher nicht derart, daß durch ihn eine rechte Kiemenspaltenreihe unterdrückt wird. Also auch von diesen Gesichtspunkten aus kein Grund zu sehen, warum *Amphioxides* normal oder phylogenetisch neotenisch sein sollte und warum eine neotenische Bildung zur Ausbildung nur einer Kiemenreihe führen sollte, wenn dies nicht ein wirklich primitiver Zustand ist.

Wie aber, wenn die wesentlichen Beziehungen zwischen Kiemendarm und Mund ganz anderer Art wären, wenn umgekehrt die Besonderheiten des Mundes durch den Bau des Kiemendarmes bedingt wären? Die bisherigen Betrachtungen haben uns alle zu dem Ergebnis geführt, daß die unpaare ventrale Kiemenreihe des *Amphioxides* und der jungen *Amphioxus*-Larve, als Cänogenie unverständlich bleiben. Stellen wir uns einmal auf den Standpunkt, daß dies den primitiven Zustand repräsentiere und sehen, ob wir so weiter kommen. Durch die Ausbildung einer in der ventralen Mittellinie gelegenen Kiemenspaltenreihe werden in einem vorher einheitlichen Darm neue mechanische Bedingungen geschaffen. Der zum Kiemendarm umgewandelte Darmabschnitt muß einmal die Zirkulation des Atemwassers gewährleisten, sodann aber auch im stande sein, die aufgenommene Nahrung in den nutritorischen Darm weiterzubefördern. Daß in der That diese beiden Aufgaben gelöst werden müssen, ohne miteinander in Kollision zu geraten, beweist uns die Organisation des *Amphioxus*, der im Endostyl, den Flimmerbögen und der Epibranchialrinne innerhalb des Kiemendarmes besondere Organe besitzt, die nur die Weiterbeförderung der Nahrung gewährleisten, beweist ferner die bekannte Trennung der Kiemensäcke vom nahrungleitenden Vorderdarm bei den Petromyzonten. Wenn nun primitiv eine ventrale Anordnung der Kiemenspalten wie bei *Amphioxides* vorhanden ist, so ergiebt sich mit noch größerer Notwendigkeit als in den angeführten Beispielen, die Schaffung einer Einrichtung, die das Durchfallen der aufgenommenen Nahrung durch die Kiemenspalten verhindert. Und in der That fanden wir solche Einrichtungen bei *Amphioxides* wohlentwickelt in der Trennung des Kiemendarmes in einen ventralen respiratorischen

und einen dorsalen nutritorischen Abschnitt, ferner in der Ausbildung eines flimmernden Drüsenstreifens, des Endostyls, das zu diesem dorsalen Darmteil emporführt. Damit sind aber die Bedingungen für die Entstehung des Acraniermundes gegeben: Die durch den Mund aufgenommene Nahrung muß in den dorsalen nutritorischen Darmabschnitt gelangen können. Ist schon durch die ventrale Ausdehnung der Kiemenspalten bis zum vordersten Darmende eine ventrale Mundöffnung undenkbar, so wäre auch eine günstige Funktion einer solchen unter den gegebenen Bedingungen physiologisch mit den größten Schwierigkeiten verknüpft. Der den Vorfahren der Acranier zukommende Mund mußte also einem neuen funktionstüchtigen Platz machen, der vor allem im stande war, die Nahrung in den dorsalen nutritorischen Abschnitt zu befördern. Dorsal konnte ein solcher durch die Ausbildung von Chorda, Nervensystem und Myomeren nicht zur Anlage kommen, ventral lagen die Kiemenspalten, er mußte also eine seitliche Lage einnehmen. Und nun betrachte man die thatsächlichen Verhältnisse bei *Amphioxides*, besonders klar bei *A. valdiviae*, überzeuge sich durch einen Blick auf den mehrfach angeführten Schnitt Fig. 57 davon, wie genau die Thatsachen diese Schlüsse rechtfertigen: Links von den Kiemenspalten, so weit seitlich in die Höhe gerückt als die ventrale Erstreckung der segmentalen Muskulatur es erlaubt, bricht der Mund durch und führt mit dem kurzen Stomodaeum geradewegs mitten durch die Leibeshöhle hindurch in den dorsalen nutritorischen Darmabschnitt. Und noch mehr. Gegenüber der Mundöffnung liegt der Drüsenstreifen, das Endostyl, und führt vom ventralen Darmteil in der ganzen Erstreckung der Mundspalte in den dorsalen hinauf, leitet die mit dem Atemwasser im Bereich des Mundes in den ventralen Darmteil gelangenden Nahrungspartikel in den dorsalen Teil zurück resp. hält sie von Anfang an dort zurück. Ich glaube, diesen im Bau des *Amphioxides* zu Tage tretenden Thatsachen und ihrem Wiederkehren in der Entwickelung des *Amphioxus*, wie ihrer so einfachen physiologischen Verkettung, kann man sich unmöglich verschließen. Gewiß wird man ja sagen können: diese Schlüsse sind zwar richtig, sie stimmen aber auch vollständig, wenn wir von einer *Amphioxus*-Larve ausgehen, mit einer aus irgendwelchen Gründen als Cänogenie auftretenden ventralen Kiemenspaltenreihe und einem hiervon als Neotenie abzuleitenden *Amphioxides*, die ja dann unter den gleichen physiologischen Bedingungen stehen. Ist es aber berechtigt, so den alten Rätseln der *Amphioxus*-Entwickelung noch neue hinzuzufügen, nur um die lieb gewordene primitive Stellung des *Amphioxus* zu retten, während die allen Thatsachen gerecht werdende Annahme der primitiven Stellung des *Amphioxides* mit einem Schlage Klarheit schafft? Wir schließen also: der primitive Zustand des Kiemendarmes ist der bei *Amphioxides* vorliegende; eine ventrale Kiemenspaltenreihe, in ihrem Gefolge die Trennung in einen ventralen respiratorischen und dorsalen nutritorischen Darmabschnitt, in deren Gefolge der Durchbruch eines linksseitigen Mundes in den dorsalen Darmabschnitt und die Ausbildung eines dem Munde gegenüberliegenden in den dorsalen Abschnitt emporführenden Flimmerdrüsenstreifens.

Man könnte nun an der ventralen Kiemenspaltenreihe, besonders ihrer unpaaren Beschaffenheit Anstoß nehmen, darauf hinweisen, daß nicht nur bei allen anderen Chordaten, sondern auch bei Tunicaten und Enteropneusten die Kiemenspalten paarige Organe sind. Ich sehe darin aber keine besonderen Schwierigkeiten. Die Ursache dafür dürfte in der wohl

sekundären bedeutenden Ausdehnung der segmentalen Muskulatur nach der Ventralseite hin zu suchen sein. Ein Blick auf die Querschnitte von *Amphioxides* zeigt, daß die Körperseiten dadurch völlig für den Durchbruch von Kiemenspalten außer Betracht kommen, dafür vielmehr nur das Kiemenfeld übrig bleibt. In diesem ist aber für paarige Kiemenspalten gar kein Platz, sie würden so zusammengedrängt sein, daß eine Verschmelzung doch wohl die Folge wäre. Auf den innerlich paarigen Aufbau der Kiemenanlagen selbst haben wir schon hingewiesen, müssen aber später noch einmal darauf zurückkommen.

In der Entwickelung des *Amphioxus* sehen wir nun an die primäre ventrale Kiemenspaltenreihe sich die Anlage einer sekundären anschließen, und später beide die linke und rechte Körperseite einnehmen. Wie ist das ermöglicht, obwohl doch auch für *Amphioxus* das ventrale Herabreichen der Muskulatur zutrifft? Damit kommen wir zur Betrachtung des für die Branchiostomiden so charakteristischen **Peribranchialraums.** Merkwürdigerweise hat dieses Organ früheren Autoren bei der Betrachtung der Morphologie des *Amphioxus* keinerlei Schwierigkeiten bereitet. Seit Rolph (1876) nimmt man fast allgemein an, daß der Peribranchialraum „ein durch Wucherung seitlicher Längsfalten abgeschlossener Außenraum ist, und daher gleichzusetzen der in ganz derselben Weise entstandenen Kiemenhöhle der Froschlarven, der Kiemenhöhle der Symbranchii, der durch den Kiemendeckel abgeschlossenen Kiemenhöhle der meisten Fische, dem Perithorakalraum". Auch Ray Lankester und Willey (1890) wandten sich nicht gegen diese Anschauung, als sie eine für einen Kiemendeckel so ganz undenkbare Entwickelung des Peribranchialraums feststellten. Der Peribranchialraum entsteht ja durch Verschluß der Metapleuralfalten als ein ventraler Längskanal, der nachträglich seitlich in die Höhe wächst und die Leibeshöhle verdrängt. Daß diese Entwickelung eine andere Deutung erfordert, hat erst Boveri (1892) klar erkannt, und zwar ausgehend von der Annahme, daß der Peribranchialraum dem Vornierengang homolog sei. Sehen wir zunächst von dieser Vergleichung ab, so müssen wir Boveri durchaus zustimmen, wenn er sagt: „Wir werden auf der anderen Seite wahrscheinlich nicht fehlgehen, wenn wir diesen supponierten Vorfahren der Cranioten eine weit gegen die Ventralseite vordringende seitliche Rumpfmuskulatur zuerkennen, denn der *Amphioxus* und die Cranioten weisen dieselbe in so wesentlich übereinstimmender Weise auf, daß schwerlich an eine zweimalige unabhängige Entstehung gedacht werden darf. Waren aber die beiden genannten Eigentümlichkeiten in einem Tier vereint, so folgt daraus, daß dasselbe auch einen Peribranchialraum besessen haben muß. Denn eine tief herabreichende seitliche Längsmuskulatur setzt eine kontinuierliche, unzerspaltene Körperwand voraus, welche nur dann vorhanden sein kann, wenn für die seitlich emporwachsenden Kiemenspalten durch eine beiderseits längs der Bauchfläche sich entwickelnde Einfaltung eine zweite innere Wand geschaffen wird, welche nun ohne Beeinträchtigung des Bewegungsapparates in ihrer ganzen Höhe durchbrochen werden kann. Diese Einfaltung ist aber nichts anderes als ein Peribranchialraum." Diese Auffassung Boveri's ist zweifellos die einzige, die den Thatsachen der Entwickelung, wie des Baues des *Amphioxus* Rechnung trägt. Wir wollen sie noch mehr auszuführen suchen, da wir sie dem weiteren Vergleich zwischen *Amphioxides* und *Amphioxus* zu Grunde legen müssen. Wie in Boveri's Worten bereits festgelegt ist, müssen wir bei der Betrachtung des Kiemendarmes des *Amphioxus* von einem Entwickelungszustand ausgehen, der durch ein weites seitliches Herabreichen der Rumpfmuskulatur ausgezeichnet ist. Denn die bei den Acraniern noch vorhandene gleichmäßige Segmen-

tierung auch der vorderen Körperregion, die VAN WIJHE (1903) für so charakteristisch hält, daß er für die Gruppe den Namen Homomeria vorschlägt, muß doch sicher als ein primitives Merkmal angesehen werden. Ein solcher Bau schließt aber in der That zunächst eine Vergrößerung des Kiemenapparates aus, es sei denn, daß die Bauchwand bruchsackartig vorwächst. Eine Ausdehnung der Kiemenspalten erfordert also in der That „eine zweite innere Wand", oder anders ausgedrückt, die fehlende Fläche zur Außenwelt muß dadurch hergestellt werden, daß ein Stück Außenwelt in den Körper einbezogen wird. So aber verläuft in der That die Entwickelung des Peribranchialraums, nicht aber nach Art eines Kiemendeckels. Der letztere Vergleich erfordert ja auch eine ganze Anzahl schwer zu begreifender Hilfsvorstellungen. Zunächst muß die Entwickelung des Peribranchialraums ganz cänogenetisch verlaufen. Sodann muß phylogenetisch die Seitenrumpfmuskulatur in den Kiemendeckel, also eine Hautduplikatur, eingewandert sein. Merkwürdigerweise nahm sie dabei die Geschlechtsorgane mit, die so außerhalb des Körpers zu liegen kamen. Mit dem Auswachsen der Muskulatur in die Falten hinein muß sich auch ein Stück Leibeshöhle herübergeschoben haben. Dies sind aber alles sehr gewaltsame Vorstellungen, während die Annahme, daß der Peribranchialraum phylogenetisch so entstanden ist, wie er ontogenetisch entsteht, nach jeder Richtung hin leicht durchzuführen ist. Sie erfordert allerdings eines, daß der Bau des *Amphioxus*-Kiemendarmes nicht den Ausgangspunkt bildet, sondern daß phylogenetisch die Kiemenspalten sich von der Ventralseite aus nach der Dorsalseite vergrößert haben. Haben wir aber dafür Anhaltspunkte?

Wir haben bisher uns bemüht, nachzuweisen, daß die Anordnung der Kiemenspalten des *Amphioxides* in einer unpaaren ventralen Reihe den primitiven Zustand repräsentiert. Es frägt sich nun, ob die vorliegenden Thatsachen es ermöglichen, die Umwandlung eines derartigen Organismus in einen *Amphioxus* zu verstehen. In vorstehendem sahen wir, daß die Ausdehnung des Kiemenapparates nach der Dorsalseite die Ursache der Bildung des Peribranchialraums sein muß, diese Ausdehnung ist es also, an die die weitere Entwickelung von *Amphioxides* aus geknüpft sein muß. In der Entwickelung des *Amphioxus* sahen wir nun nach der Bildung einer großen Zahl primärer ventraler Kiemenspalten eine Pause eintreten, sahen, daß, wenn die Entwickelung weiter fortschreitet, eine große Zahl dieser Kiemenspalten rückgebildet wird. Die Thatsache mußte zunächst unverständlich bleiben. Nunmehr können wir aber sagen, daß sie darin ihre Begründung findet, daß in diesem Moment in der Entwickelung des *Amphioxus* etwas völlig Neues beginnt: der ohnedies unverständliche ontogenetische Abschnitt markiert einen Abschnitt in der phylogenetischen Entwickelung des *Amphioxus*. Das jetzt neu einsetzende Prinzip, das die weitere Umgestaltung bedingt, ist die Vergrößerung des Kiemenapparates, die Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche. Den Grund dafür aber müssen wir in einer Veränderung der Lebensweise, im Aufgeben des pelagischen Lebens suchen. Stellen wir uns nun einmal vor, daß ein *Amphioxides*-artiger Organismus zum Grundleben und schließlich Sandleben übergeht. Es besteht dann wohl keine Schwierigkeit in der Annahme, daß die bereits vorhandenen Metapleuralfalten, die ja einen wirklichen Kiemendeckel darstellen, sich ventral zu einer rohrartigen Kiemenhöhle schließen, die das Eindringen von Sand in die Spalten verhindert. Dieser Zustand einer echten Kiemenhöhle ist bei jungen *Amphioxus*-Larven ja verwirklicht. Nunmehr beginnen die neuen Lebensbedingungen eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche zu erfordern, und damit beginnt die Kiemenhöhle zum

Peribranchialraum auszuwachsen, sie dringt ins Innere des Körpers vor, um eine neue Oberfläche zur Außenwelt zu ermöglichen; die Exobranchialhöhle wächst in das Innere des Körpers hinein zur Bildung einer Endobranchialhöhle. Dies Vordringen ist aber zuerst nur auf der rechten Körperseite möglich, denn links versperrt der ausgedehnte Mundschlitz den Weg. Es werden sich also neue Kiemenspalten nur rechts bilden können. In der Entwickelung des *Amphioxus* wird in der That eine zweite Kiemenspaltenreihe rechts gebildet. Sind unsere Vorstellungen richtig, so ist diese 2. Reihe etwas völlig Neues, von der ersten ursprünglichen gänzlich Unabhängiges. Und dafür haben wir ja in der Entwickelung des *Amphioxus* genügend Beweisgründe, die andersartige Entstehung auf einer Verdickungsleiste, die Unregelmäßigkeiten in der Reihenfolge, die abweichende Zahl, die so frühzeitig erfolgende Unterteilung in sekundäre Spalten. Je weiter diese Spalten nun wachsen, um so mehr verdrängen sie den dorsalen nutritorischen Darmabschnitt. Eine Grenze ist ihnen aber auf der linken Seite durch den Mund gesetzt. Um sich auch hier weiter ausdehnen zu können, ist es erforderlich, daß der Mundschlitz fortgeschoben wird. Thatsächlich geschieht dies in der Entwickelung des *Amphioxus*, wie Willey (1892) und Legros (1898) in allen Details geschildert haben. Der Mund muß den vordrängenden Kiemenspalten weichen, wird nach vorn und ventral verdrängt und gelangt schließlich vor den Kiemendarm auf die Ventralseite. Genau ebenso müssen wir uns aber den phylogenetischen Prozeß vorstellen. Nunmehr können sich die primären ventralen Kiemenspalten auch nach links ausdehnen, und dadurch kommt jetzt eine neue scheinbare Symmetrie des Kiemendarmes zu stande, indem den primären Kiemenspalten der Symmetrieebene die unsymmetrischen sekundären gegenüberstehen. Um von hier aus zum *Amphioxus* zu gelangen, braucht der so eingeschlagene Weg nur weitergegangen zu werden. Die respiratorische Oberfläche vergrößert sich immer mehr, indem hinten jetzt vollständig unabhängig von der Segmentierung neue Kiemenspalten gebildet werden, die sich dorsal so weit als möglich ausdehnen und durch die Bildung des Zungenbalkens sich weiter unterteilen.

Der dorsale nahrungleitende Darmabschnitt wird so bis zu einem kleinen Rest, der Epibranchialrinne, eingeengt. Besonders an jungen *Amphioxus*, kurz nach der Metamorphose, kann man dicht hinter dem Velum sehr schön sehen, wie der hier noch weite dorsale Darmabschnitt allmählich mit dem Höherwerden der Kiemenspalten in die Epibranchialrinne übergeht. Damit wird aber auch die ehemalige Funktion des Endostyls illusorisch. Es ist ja bei dem Herumwachsen der Kiemenspalten zwischen den beiden Spaltenreihen auf die Ventralseite gelangt, und hier dehnt es sich jetzt nach hinten aus, so zur Hypobranchialrinne sich umformend. Schließlich entwickeln sich in Anpassung an die neue Ernährungsweise die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Mundes, das Velum und der Tentakelkranz.

Wir sehen also, daß wir, von *Amphioxides* ausgehend, leicht die Organisation des *Amphioxus* ableiten können. Mit der einzigen Annahme, daß ein Uebergang vom pelagischen Leben zum Sandleben in der Phylogenie stattfand, wie er ja auch in der Ontogenie eintritt, und daß diese Veränderung eine größere respiratorische Oberfläche erforderte, wofür aus dem Bereich der wirbellosen Tiere genügend Analogien vorliegen, können wir Schritt für Schritt die Metamorphose uns klar machen. Und alle diese phylogenetisch geforderten Schritte werden auch thatsächlich in der Ontogenie gegangen, und die Momente, die dabei in Betracht kommen, sind durchaus einfache mechanisch-physiologische. Durch den daraus folgenden Satz, daß *Amphioxus*

ein durch das Sandleben gänzlich abgeänderter Organismus ist, abgeändert vor allem insofern, als wichtige Organe, wie Kiemendarm und Mund, morphologisch gänzlich unsymmetrisch sind, wird aber die rätselhafte Entwickelung dieses Tieres mit einem Schlage völlig klar, all die oben aufgestellten und unbeantworteten Fragen finden ihre einfache Antwort. Den bereits gegebenen Gründen gegen die Auffassung des *Amphioxides* als eine Neotenie schließt sich somit noch der an, daß wir in diesem Fall den alten Rätseln ein neues zugefügt hätten, während die Ueberzeugung, daß *Amphioxides* den primitivsten Chordaten darstellt, von dem erst *Amphioxus* durch einseitige Anpassung an das Sandleben abgeleitet werden muß, uns völlige Klarheit über die Morphologie und Entwickelung des letzteren schafft. Ich bin mir durchaus klar darüber, daß bei solchen phylogenetischen Betrachtungen nicht viel „bewiesen" werden kann. Andererseits aber glaube ich, daß bei morphologischer Betrachtungsweise die Möglichkeit eines phylogenetischen Verstehens, wenn es den Thatsachen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte gerecht wird, ja sogar nur mit einfachen mechanisch-physiologischen Faktoren arbeitet, immer noch dem Tappen im Dunkel vorzuziehen ist, auch wenn dabei alte liebgewordene Vorstellungen über den Haufen geworfen werden müssen. Und auch den Wert einer solchen Erklärung möchte ich trotz der gewiß berechtigten Angst vor dem phylogenetischen Spekulieren nicht ganz so gering anschlagen, als es jetzt beliebt ist, denn wenn es auch keine wahrhaft kausale Erklärung ist, mehr als Unwissenheit ist's sicher.

Nunmehr können wir auch zu der oben kurz erwähnten Tremostomatheorie VAN WIJHE's Stellung nehmen. Dieser ausgezeichnete Forscher sagte sich ja mit Recht, daß die Thatsache der linksseitigen Innervierung der Mundorgane in Uebereinstimmung mit ihrer embryonalen linksseitigen Entstehung ein Faktor von so fundamentaler Bedeutung sei, daß sie eine besondere Erklärung erheische. Diese fand er in der Auffassung, daß der Mund des *Amphioxus* von einer Kiemenspalte abzuleiten sei. Da diese linksseitige Kiemenspalte auch einen rechten Partner erforderte, so glaubte er diesen in der kolbenförmigen Drüse zu sehen, die ja dem Munde gegenüberliegt und nach HATSCHEK (1881) und LANKESTER und WILLEY (1890) zeitweilig sich nach außen öffnen soll. Diese Angabe wurde aber inzwischen von LEGROS (1898) widerlegt. Auch WILLEY (1892, 1894) betrachtet diese Drüse als rudimentäre Kiemenspalte, aber als die auf der rechten Seite der 1. obliterierenden linken entsprechende, während nach VAN WIJHE der Partner dieser bisher noch nicht festgestellt sei. Die Betrachtung des *Amphioxides* macht diese Theorie unhaltbar. Da bei *A. pelagicus* zu jedem Segment seine Kiemenspalte vorhanden ist, bei *A. valdiviae* davor noch eine ganze Anzahl weitere, so ist selbst bei der Annahme, daß diese ventralen Spalten nur eine linke Reihe repräsentieren, für eine weitere linke kein Platz. Wir kämen dann des weiteren dazu, anzunehmen, daß die ganze rechte Kiemenspaltenreihe verschwunden ist und nur die 1. Spalte sich als kolbenförmige Drüse erhalten hat. Wie soll aber vor allem die 1. Kiemenspalte bei ihrer Umwandlung zum Mund allein in den dorsalen Darmteil gelangen? Durch den Bau des Kiemendarmes von *Amphioxides* wird diese ohnehin wenig gestützte Hypothese überflüssig, die Thatsache des Durchbruchs des Mundes in den dorsalen Kiemendarmabschnitt giebt uns eine völlig befriedigende, jeder Hilfsannahmen entbehrende Erklärung für die linksseitige Lage des Mundes. Auf die mit der Tremostomatheorie eng zusammenhängende Autostomatheorie VAN WIJHE's müssen wir später bei Betrachtung der Kopfhöhlen eingehen.

Die geringsten Schwierigkeiten werden meinen Ausführungen wohl in dem Punkt bei-

gemessen werden, daß der durch das Auftreten der Eumetamerie der Kiemenspalten und die Rückbildung einer großen Zahl primärer Spalten in der Entwickelung des *Amphioxus* gegebene Abschnitt den Beginn einer absolut neuen phylogenetischen Epoche bedeutet, charakterisiert durch den Uebergang zum Sandleben. Bereits nach Niederschrift meiner vorstehenden Ausführungen finde ich annähernd den gleichen Gedankengang, allerdings zu anderen Schlüssen führend, in Kolitzoff's vorzüglichen Erörterungen der hierhergehörigen Probleme (1902) ausgeführt. „Indem ich", heißt es dort, „im allgemeinen die Richtigkeit der kritischen Bemerkungen M. Fürbringer's anerkenne, denke ich jedoch, daß unsererseits es nicht zu unvorsichtig wäre, zusammen mit Willey eine wichtigere Bedeutung demjenigen kritischen Stadium beizumessen, in welchem 14 Visceralspalten angelegt sind. Der Entwickelungsprozeß dieser eumetameren Spalten geht nicht unmittelbar in den Entwickelungsprozeß der nachfolgenden Spalten über, sondern wird durch die Reduktionsperiode unterbrochen. Deswegen denke ich, daß der Unterschied zwischen diesen 2 Visceralspaltenserien ein radikaler ist. Andernfalls wäre es vollkommen unbegreiflich, warum die 9. bis 14. primären Spalten verschwinden, deren Stelle nach der Metamorphose durch neue Spalten ersetzt wird? Die einzige Voraussetzung, welche hier irgend etwas erklären kann, besteht nach meiner Meinung in folgendem. Die entfernten Ahnen des *Amphioxus*, welche zu derselbigen Zeit die Stammeltern der übrigen Vertebraten waren, besaßen 14 oder etwas mehr Paare Kiemenspalten, von welchen die hinteren sich schon damals durch eine Neigung zur Reduktion auszeichneten. Bei den *Cyclostoma* und *Gnathostoma* vollzog sich diese Reduktion thatsächlich, und die Kiemenspalten nach rückwärts von der 8. fielen vollkommen aus der Entwickelungsgeschichte weg. Bei den nächsten Ahnen des *Amphioxus* sind einige hintere Kiemenspalten anscheinend ebenfalls weggefallen, wie es im Lauf der Entwickelung des jetztzeitigen *Amphioxus* statthat. Doch gleich nachdem, wahrscheinlich unter dem Einfluß des Ueberganges zu einer versteckten Lebensweise, begann eine verstärkte Erweiterung des Kiemenapparates und die Bildung neuer Kiemenspalten mit Störung der Eumetamerie." Die weitere Folgerung, daß es nicht paarige Kiemenspalten sind, sondern die in der Entwickelung des *Amphioxus* bis dahin ausschließlich vorhandene eine Reihe, die dies phylogenetische Stadium charakterisiert, konnte Kolitzoff natürlich nicht ziehen. Die Resultate an *Amphioxides* machen aber diesen Schluß unabwendlich. Trotzdem verhehle ich mir nicht, daß gar mancher hierin eine bedeutende Schwierigkeit sehen wird, sich nicht vorstellen kann, daß die einander so ähnlichen linken und rechten Kiemen des *Amphioxus* zweierlei sein sollen. (Zunächst gilt dieser Schluß natürlich nur für die vordersten 8 Spalten, die ja allein auf der linken Seite von den primären Spalten sich ableiten.) Es wird aber niemand sagen können, daß dies schwieriger anzunehmen ist, als die als unzweifelhafte Thatsache feststehende linksseitige Zugehörigkeit des *Amphioxus*-Mundes. Wenn wir davon absehen, daß es im Tierreich genug Fälle giebt, in denen bei morphologischer Asymmetrie sekundär eine äußere Symmetrie hergestellt wird, so könnte man gegen meine Auffassung den Bau des Blutgefäßsystems anführen. Entsprechend den beiden Kiemenreihen besitzt *Amphioxus* bekanntlich auch 2 Aortenwurzeln, die sich erst hinter dem Kiemendarm zur unpaaren Aorta vereinigen. Da ein derartiges Verhalten ja auch allen höheren Chordaten zukommt, so sieht man allgemein darin den Urtypus des Vertebratenblutgefäßsystems. *Amphioxides* besitzt dagegen entsprechend der einen Kiemenspaltenreihe nur eine einzige unpaare Aorta, die sich vom Vorder- bis zum Hinterende erstreckt, ein Verhalten, das in der Entwickelung des *Amphi-*

oxus auch zunächst auftritt. Ist der bei *Amphioxus* verwirklichte Zustand der primitive, so folgt, daß die im Bereich des Kiemendarmes gelegene dorsale Aorta des *Amphioxides* nur eine linke Aorta ist, zu der die rechte fehlt. Zu dieser Auffassung giebt uns nun aber der Bau des *Amphioxides* gar keine Anhaltspunkte. Auch in der Kiemendarmregion liegt die Aorta hier in der Medianebene unter der Chorda. Nur ganz vorn wendet sie sich mehr nach links; den Grund dazu erkennen wir aber leicht in den Beziehungen zum links gelegenen HATSCHEK'schen Nephridium. Ich erinnere daran, daß, wie oben geschildert wurde, die Aorta auch mit dem Vorderende dieses Organs blind endigt. Daß mit dem Auftreten einer 2. Kiemenspaltenreihe und der nachträglichen Herstellung der Symmetrie auch ein 2. Gefäß sich ausbildet, das das von den neuen Kiemen kommende Blut aufnimmt, erscheint mir gar nichts besonders Merkwürdiges. Denn Blutgefäße werden dem Bedürfnis entsprechend gebildet. Um ein dem gleichen Objekt entnommenes Beispiel anzuführen, so erinnere ich an die oben geschilderte Blutversorgung der Schwammkörper. Bei *A. valdiviae* treten direkt von der Aorta aus Aeste hinzu, bei *A. pelagicus* hat sich infolge der größeren Entfernung der Organe von der Aorta ein besonderes Gefäß ausgebildet, das erst die Seitenäste abgiebt. Aber auch im Bau der beiden Kiemenaorten des *Amphioxus* treffen wir Besonderheiten, die vorzüglich mit unserer Auffassung übereinstimmen. Rechte und linke Aorta verhalten sich nämlich am Vorderende ganz verschieden, und zwar ist dies nicht eine der kleinen Asymmetrien, an denen *Amphioxus* so reich ist, ein quantitativ verschiedenes Verhalten, sondern ein prinzipiell verschiedenes das in demselben Maße eine Erklärung erheischt, wie etwa die linksseitige Lage des Mundes. Während nämlich die linke Aorta vorn blind endet, geht die rechte Aorta an ihrem vorderen Ende in die Bildung einer plexusartigen Masse ein, des Glomus, der einerseits durch ein feines Gefäß mit der linken Aorta in Verbindung steht, andererseits die Gefäße für die Mundcirren liefert. Ist dies verschiedene Verhalten nicht sehr bemerkenswert und auch besonders die Thatsache, daß das Gefäß, das wir als eine Neuerwerbung des *Amphioxus* ansehen, außer der Zugehörigkeit zu der, wie wir glauben, neuerworbenen rechten Kiemenspaltenreihe auch allein den als Neuerwerbung betrachteten Tentakelapparat versorgt? Ohne all das andere, was wir ausgeführt haben, wäre es nur eine merkwürdige Thatsache; wenn wir es aber zu allem anderen hinzunehmen, so ist es ein weiterer wichtiger Beleg für die hier entwickelten Anschauungen.

Auch das Venensystem bereitet ihnen keine Schwierigkeiten. Der Hauptteil desselben bildet ein ventrales Längsgefäß, das, hinten als Vena caudalis beginnend, als Vena subintestinalis unter dem Darm verläuft, am Ursprung des sogenannten Leberblindsackes auf diesen übertritt, auf dessen Dorsalseite zurückverläuft, dann nach vorn umbiegt und jetzt als Arteria branchialis unter dem Endostyl nach vorn verläuft. Besonderheiten dieses Hauptgefäßes sind im Bereich des verdauenden Darmes, daß es nicht einheitlich ist, sondern eine Art Plexus bildet, der auf Querschnitten sich in 2—3 nebeneinander liegenden Gefäßquerschnitten äußert. Im ganzen Verlauf des nutritorischen Darmes bis auf sein vorderstes Ende steht dieses Gefäß mit einem den Darm umgreifenden Lakunensystem in Zusammenhang, das in gleicher Weise sich auch auf die Leber erstreckt. Hier betrachtet man es als Pfortaderkreislauf. An der Stelle, wo die Subintestinalvene in die Kiemenvene umbiegt, ist das Gefäß erweitert und wird als Sinus venosus bezeichnet. In ihn mündet jederseits ein Quergefäß ein, der Ductus Cuvieri. Ihm entsprechende Quervenen sind aber auch in anderen Segmenten vorhanden (ZARNIK 1904). Sie führen das Blut von

einem jederseits verlaufenden Parietalgefäß ab, das die Gefäße für die Geschlechtsorgane abgiebt, den vorderen und hinteren Cardinalvenen. Betrachtet man das Venensystem im Lichte dieser Bezeichnungen, so ist seine große Uebereinstimmung mit dem der höheren Chordaten nicht zu verkennen. Stehen diese Vergleichungen aber auf sicherer Basis?

Zunächst möchte ich dies für den sogenannten Pfortaderkreislauf verneinen. Die Homologisierung der Leber des *Amphioxus* mit der der höheren Chordaten steht ja auf sehr schwachen Füßen und wird durchaus nicht allgemein anerkannt. Und wenn wir uns die Beschreibungen des Pfortadersystems genauer ansehen (Burchardt 1900, Legros 1902), so geht daraus hervor, daß in der sogenannten Leber gar nicht ein Kapillarkreislauf zwischen 2 Gefäße eingeschaltet ist, sondern daß das Lakunensystem, das von der Subintestinalvene aus den Darm umspann, ebenso auch die Leber umspinnt. Die Hauptvene bleibt aber dabei kontinuierlich. Der Leberblindsack ist ja eine ventrale Ausstülpung des Darmes; eine unvoreingenommene Betrachtung der Verhältnisse besagt nur, daß das ventral verlaufende Blutgefäß mitvorgestülpt wurde, weiter aber nichts. Ich will nicht bestreiten, daß man sich aus einem derartigen Zustand einen Leberpfortaderkreislauf ableiten kann. Aber bei *Amphioxus* ist sicher dieses Kapillarensystem nichts anderes als das auch den übrigen Darm umspinnende und für die Homologisierung wohl der Wunsch der Vergleichbarkeit das Wesentliche. Damit werden aber Einwände, die man aus dem Fehlen der Leber bei *Amphioxides* machen könnte, hinfällig. Der Mangel der sogenannten Leber kann sehr wohl ein primitives Merkmal sein und die Entwickelung dieses Organs als Specifität des *Amphioxus* betrachtet werden, die keineswegs einen Uebergang nach oben vermittelt. Bekanntlich legt sich ja auch beim *Amphioxus* die Leber ungewöhnlich spät an. Andrews (1893) berichtet sogar, daß bei *Asymmetron* mit 22 Kiemenspalten noch keine Leberanlage vorhanden war! Der einzige Unterschied dieses Teiles des Venensystems von *Amphioxus* gegenüber *Amphioxides* ist also, daß bei ersterem die Subintestinalvene durch Entwickelung eines ventralen Darmblindsackes zu einer Schlinge gezwungen wird. Daß bei der Bildung einer solchen das Lakunensystem nunmehr die beiden Aeste der Schlinge verbindet, ist klar.

Auch bei *Amphioxides* geht die Vena subintestinalis in die Kiemenarterie über, und zwar, da kein Leberblindsack vorhanden ist, ohne Biegung. Wie beschrieben, verläuft sie längs des Kiemendarmes auf dessen rechter Seite über den Kiemenbogen. Daß es keine Schwierigkeiten bietet, diesen Verlauf als ursprünglich anzusehen, ist klar. Denn ein ventrales Gefäß muß ventralen Oeffnungen ausweichen, ebenso wie hinten die Vene dem After ausweicht. Es ist sehr bemerkenswert, daß auch das erste Gefäß, das Hatschek (1881) in jungen *Amphioxus*-Larven beobachtete, ein unter dem Darm verlaufendes Längsgefäß ist, das, am Kiemendarm angelangt, nach rechts ausbiegt und über den primären Kiemenspalten verläuft. Die Verlagerung des ventralen Längsgefäßes nach rechts ist also rein mechanisch durch den ventralen Durchbruch der Kiemenspalten bedingt.

Wie steht es nun mit den sogenannten Cardinalvenen des *Amphioxus*? Auch sie bilden einen wesentlichen Teil bei der Vergleichung des Venensystems mit dem der höheren Chordaten. Wir haben gesehen, daß sie ebenso wie die Ductus Cuvieri den Amphioxididen völlig fehlen, glauben auch nicht, daß sie bei älteren als den mir vorliegenden Exemplaren vorhanden sind. Es wiese demnach *Amphioxides* ein Verhalten auf, das dem der höheren Chordaten viel ferner steht als das des *Amphioxus*. Ich muß jedoch gestehen, daß der Vergleich jenes Gefäßes bei

Amphioxus mit den Cardinalvenen mir ein rein äußerlicher zu sein scheint. Sie empfangen zwar auch kleine Venen der Körperwand, ihre wesentlichen Beziehungen sind aber doch die zu den Geschlechtsorganen, deren Nabel sie direkt aufliegen. Es steht so nichts der Auffassung im Wege, daß es reine Genitalvenen sind, die eine besondere Folge der Anordnung der Gonaden darstellen. Durch die Bildung des Peribranchialraums werden die Geschlechtsorgane von ihrer ernährenden Stätte, der Leibeshöhle, getrennt und bedürfen daher einer besonderen Blutversorgung. So erklärte sich auch das Fehlen dieser Venen bei *Amphioxides* mit der Erhaltung der geräumigen Leibeshöhle.

Ich verhehle mir nicht, daß die vorstehenden Ausführungen über das Blutgefäßsystem nicht durchaus bindend sind. Es fehlen ja auch noch fast alle entwickelungsgeschichtlichen Angaben über dieses Organsystem. Sie zeigen aber doch wohl, daß die Uebereinstimmung des Gefäßsystems des *Amphioxus* mit dem der höheren Cranioten nicht so sicher ist, wie es im Schema aussieht. Und dies genügt uns, für den Fall, daß aus jener Uebereinstimmung Schlüsse gegen die hier entwickelten Anschauungen gefolgert werden sollten. Sollten sich die Verhältnisse des *Amphioxus* trotzdem als wirklich den Cranioten homolog erweisen, so ergiebt sich daraus immer nur, daß jene von einer Form abzuleiten sind, die sich von *Amphioxides* aus bereits teilweise in der Richtung zu *Amphioxus* hin weiterentwickelt hatte. Daß dagegen der einfache Zustand des *Amphioxides*, soweit er das Vorhandensein eines dorsalen und ventralen Längsgefäßes betrifft, zum Anschluß an die Verhältnisse der Wirbellosen besonders geeignet ist, wird wohl niemand bezweifeln.

Ich glaube also in vorstehendem den Beweis erbracht zu haben, daß *Amphioxides* weder als ontogenetische noch als phylogenetische Neotenie betrachtet werden kann, sondern daß wir in ihm den primitivsten bisher bekannten Chordaten zu erblicken haben. Ist dem so, so erscheint *Amphioxus* als ein durch Anpassung an besondere Lebensbedingungen abgeänderter Organismus, dessen sonst unverständliche Entwickelung diesen phylogenetischen Vorgang wiederholt. Die Kette dieser Vorgänge, die jetzt noch einmal kurz rekapituliert sei, haben wir in folgender Weise erschlossen: Den Ausgangspunkt bildet eine Form mit gleichmäßiger Körpersegmentierung, deren segmentale Muskulatur wie bei den Acraniern weit seitlich herabreicht. Bei Ausbildung eines Kiemendarmes stand daher zum Durchbruch von Kiemenspalten nur die Bauchfläche zur Verfügung, und hier bildete sich daher eine eumetamere Reihe von Spalten (*Amphioxides*). Die ventrale Lage dieser Oeffnungen hatte eine Faltenbildung im Vorderdarm zur Folge, die diesen in eine ventrale Pars respiratoria und eine dorsale Pars nutritoria schied. Um die Nahrung direkt diesem letzteren Abschnitt zuzuleiten, bildete sich ein Mund aus, der von außen in den dorsalen Abschnitt führte. Ein solcher mußte seitlich von den Kiemenspalten liegen und bildete sich auf der linken Körperseite aus. Zu seiner Unterstützung diente ein ihm gegenüberliegender, flimmernder Drüsenstreifen, der von ventral und vor den Kiemenspalten zum dorsalen Darmabschnitt emporführte, ferner eine in letzteren ausmündende Drüse, die kolbenförmige Drüse. Dieser Zustand ist von *Amphioxides pelagicus* zeitlebens repräsentiert und findet sich ebenso in frühen Entwickelungsstufen der *Amphioxus*-Larven. Eine kleine Veränderung trat ein, wenn die Muskulatur im Bereich des Mundes weiter herabreichte, so daß zwischen Mund und Pars nutritoria ein längerer Oesophagus eingeschaltet wurde. Dann drängte dieser die Pars respiratoria zur Seite, so daß sie eine Drehung nach rechts ausführte mitsamt der Leibeshöhle und dem Kiemenfeld. Die vordersten

Kiemenspalten kamen so scheinbar nach rechts zu liegen, wie es bei *Amphioxides valdiviae* zeitlebens, vorübergehend in der *Amphioxus*-Entwickelung der Fall ist. Eine weitere Entwickelung innerhalb des Acranier-Stammes ist an das Aufgeben der freien Lebensweise und die Anpassung an das Sandleben gebunden. Dieses erforderte vor allem eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche. Dies zu ermöglichen, wuchs die durch Verwachsen der ventralen Kiemendeckelfalten gebildete Kiemenhöhle ins Innere des Körpers ein, verdrängte die Leibeshöhle bis auf geringe Reste und schuf so eine neue Fläche zur Außenwelt im Innern des Körpers. Da der langgestreckte, links gelegene Mund im Wege war, bildeten sich neue Kiemenspalten rechts aus, die mit weiterem Wachstum die ursprünglichen ventralen immer mehr nach links herüberdrängten. Indem sie sich dorsal immer mehr ausdehnten, engten sie die Pars nutritoria bis auf eine kleine Rinne ein, während der rechts gelegene Flimmerstreifen in die Ventrallinie gelangte und hier die Funktion übernahm, die Nahrung durch den Kiemendarm nach hinten zu leiten. Mit dieser Veränderung wurde aber auch der Mund aus seiner Lage gedrängt und wich nach vorn und ventral aus, wo er in Anpassung an die neue Lebensweise durch Ausbildung von Velum und Tentakelapparat zu dem für *Amphioxus* charakteristischen Bau führte. Damit ist der Bau des *Amphioxus* erreicht, die Etappen dieser Entwickelung sind aber in seiner Ontogenie sämtlich noch erhalten.

Dohrn (1875) war wohl der erste, der in sehr weitgehendem Maße die Primordialität des *Amphioxus* bestritt und ihn durch hochgradige Degeneration von den Gnathostomen ableitete. Seine Ideen haben indessen viel Widerspruch erfahren. Der Standpunkt, den die meisten Forscher in dieser Frage einnehmen, sei durch die folgenden Worte Fürbringer's (1897) charakterisiert: „Die betreffende Abhandlung Dohrn's (1875) enthält neben manchen guten und fruchtbaren Anschauungen und richtigen Beobachtungen eine ungewöhnliche Fülle von Behauptungen, welche sich schlechterdings nicht mit den zu Recht bestehenden Thatsachen vereinigen lassen und von denen wohl Dohrn selbst jetzt nach gewonnener besserer Kenntnis einen recht guten Teil nicht mehr festhält. Wie für die Petromyzonten und Myxinoiden, gilt auch für *Amphioxus*, daß derselbe allerdings manchen degenerativen Zug aufweist, daß aber für den, welcher den Thatsachen nicht gänzlich den Rücken kehrt, gar nicht daran zu denken ist, ihn von den höheren Cyclostomen und ultima ratione gar von den Gnathostomen abzuleiten. Fast alle neueren genauen Untersucher haben denn auch die degenerative Hypothese verurteilt, und manches, was selbst eine vorsichtige Beurteilung bei *Amphioxus* als degenerativ ansah, wird neuerdings für primordial und ancestral erklärt (vergl. u. a. Ayers 1890 und Willey 1894). Diesem anderen Extrem der Anschauungen kann ich nicht allenthalben zustimmen. Daß *Amphioxus* neben seiner überwiegend primordialen Organisation auch einzelne Verhältnisse aufweist, welche Kennzeichen einer besonderen, einseitig weitergegangenen Entwickelung sind (unter anderem hebe ich die Chorda, die Pleometamerie der Kiemen, die extreme Entwickelung der Seitenfalten und des Peribranchialraumes, die namentlich bei *Paramphioxus* zahlreichen hochgradigen Asymmetrien hervor), ist anerkannt; man wird sonach die jetzt lebenden Vertreter nicht zum Ausgangspunkte für die Cranioten machen können, sondern hierbei an einen Vorfahren denken, welcher nach Abzug der verschiedenen Kennzeichen von Degeneration und einseitiger Differenzierung nur primordiale Züge aufwies. Ein solcher kann an der Hand der Ontogenie und der vergleichenden Anatomie mit den Cranioten als wirkliches Urwirbeltier konstruiert werden, ist auch schon wiederholt — allerdings zum Teil in recht

wunderlicher Gestalt — konstruiert worden." Welche Charaktere des *Amphioxus* als mehr palingenetisch oder cänogenetisch betrachtet werden, ist bei den verschiedenen Forschern meist verschieden entsprechend den Anknüpfungspunkten, die sie nach unten suchen. Es ist nicht nötig, darauf hier einzugehen, es seien nur einige Namen genannt, wie HATSCHEK (1881, 1892), VAN WIJHE (1893, 1902), WILLEY (1894), KORSCHELT und HEIDER (1893), POLLARD (1894), HAECKEL (1895), GOETTE (1895), SPENGEL (1893), BOVERI (1892), DELAGE und HÉROUARD (1898), KEMNA (1904) u. s. w. Alle erkennen sie im Prinzip *Amphioxus* als das Urwirbeltier an und lassen es nur in Details specifisch ausgebildet sein. Wir sind hier zu einer anderen Auffassung gelangt. Primordial für die Chordaten ist unserer Ansicht nach allerdings der Stamm der Acranier, nicht aber *Amphioxus* und die anderen Branchiostomiden. Diese stellen einen sehr weit abgeänderten Ausläufer des Stammes dar; wir wollen nicht sagen degeneriert, denn wir müssen die Eigenschaften des *Amphioxus* als in einer bestimmten Richtung fortgebildet betrachten, wohl aber einseitig an bestimmte Lebensbedingungen angepaßt, und zwar in einer Weise, welche vom Typus des Chordatenstammes wegführt. Als diesen viel näher stehend betrachten wir hingegen die Amphioxididen, von denen aus ein Weg zu den höheren Chordaten, ein anderer zu den Branchiostomiden führt. Wenn allerdings DELAGE und HÉROUARD (1898) meinten, daß das angebliche Fehlen des Tentakelapparates bei einer Acranierart die Aufstellung mindestens einer neuen Ordnung erfordere, so kann ich dem nicht zustimmen. *Amphioxides* ist ein durchaus typischer Acranier, das primitivste bisher bekannte Wirbeltier.

3. *Amphioxides* und die Cranioten.

Wenn unsere Annahme der Primordialität des *Amphioxides* richtig ist, so muß er uns auch bessere Anknüpfungspunkte an die Cranioten liefern, als es bisher, von *Amphioxus* ausgehend, möglich war. Wir müssen daher jetzt zusehen, wie sein Bau sich zu dem Bild von der Urorganisation des Wirbeltierkörpers verhält, das die Daten der vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte bisher geliefert haben. Als erstes Organsystem sei

a) der Kiemendarm

betrachtet, dessen Bau für die Wirbeltierorganisation ja von grundlegender Bedeutung ist. Eine der wichtigsten und meist diskutierten Fragen ist hier die nach der Metamerie des Kiemenapparates, d. h. ob eine Uebereinstimmung der Kiemenspaltenanordnung (Branchiomerie) mit der Körpersegmentierung (Mesomerie) besteht, ob die Kiemenspalten eumetamer oder dysmetamer sind. Alle diese Besprechungen gehen natürlich von *Amphioxus* aus, für den aber die Verhältnisse noch nicht vollständig klargestellt sind. Sicher ist, daß hier die ersten Kiemenspalten sich eumetamer und intersomital anlegen. Aus WILLEY's Darstellung geht weiterhin hervor, daß nach der Anlage der 14 primären Kiemenspalten, wenn die erste kritische Periode eintritt, diese Zahl der Zahl der Segmente, unter denen sie liegen, entspricht. Diese Eumetamerie wird aber auf Grund des gleichen Materials von MAC BRIDE (1894) nach Informationen von RAY LANKESTER geleugnet. Trotzdem gehen aber die meisten Forscher, die diese Fragen diskutiert haben (so vor allem die Besprechung bei FÜRBRINGER 1897 und bei KOLTZOFF 1902), davon aus, daß bei

Amphioxus ursprünglich Eumetamerie besteht, und daß die nach dem kritischen Stadium auftretende Dysmetamerie einen sekundären Zustand darstellt. Im allgemeinen stimmen damit auch die Resultate überein, die aus der Embryonalentwickelung der niedersten Cranioten gewonnen sind. Am wenigsten klar liegt der Fall bei dem zweifellos primitivsten aller bekannten Cranioten, bei *Bdellostoma stouti*, wo trotz der hohen Zahl der Kiemenspalten eine primäre Eumetamerie nicht festzustellen ist. Das ausgebildete Tier zeigt hier allerdings eine Eumetamerie der 14 stark nach hinten verschobenen Kiemenspalten. In der Entwickelung legen sich jedoch nach Dean (1899) die Kiemensäcke ohne Beziehung zu den Myotomen an, die sich zu jener Zeit noch gar nicht deutlich gesondert haben. Wenn 6 Säcke gebildet sind, behält nur der erste seine Lage bei, und die übrigen werden nach hinten verschoben. Sekundär stellt sich dann an ihrem definitiven Platz Eumetamerie her. Deutlicher läßt sich bei *Petromyzon* eine primäre Eumetamerie erschließen. Nach Koltzoff (1902), dem wir die eingehendste Darstellung dieser Verhältnisse verdanken, legt sich der 1. und 2. Kiemensack genau unter dem 2. und 3. Somit an, die folgenden indes unabhängig von der Segmentierung, wobei jeder Sack mehr Raum einnimmt, als die Breite eines Somiten beträgt. Wenn mit der Anlage des 5. Visceralsackes die Höhe des 10. Myotoms erreicht ist, werden eine Zeitlang keine neuen Säcke gebildet, das 10. Myotom bildet den Hinterrand der Kiemenregion. Weitere Kiemensäcke werden nunmehr nur unter Verengerung der alten gebildet, so daß mit der Ausbildung der vollen Zahl von 8 Kiemensäcken eine volle numerische Korrespondenz zwischen Somiten und Kiemenbogen besteht. Später wird sie dann wieder durch sekundäre Verschiebungen rückgängig gemacht. Daß hier bei *Petromyzon* die primäre Eumetamerie nicht vollständig in die Erscheinung tritt, erklärt Koltzoff durch den bedeutenden Dottergehalt der Entodermzellen, die zu einer breiten und plumpen Faltenbildung zwingt, also als durch besondere embryonale Verhältnisse bedingt. Die Angaben Koltzoff's beziehen sich auf *Petromyzon Planeri*; bei *Petromyzon marinus* scheint dagegen nach Neal (1897) eine vollständige Eumetamerie embryonal einzutreten. Auch die Selachier deuten in ihrer Entwickelung auf eine primäre Eumetamerie hin, wie seit Van Wijhe's (1882) grundlegenden Erörterungen angenommen wird. Eine vollständige Koincidenz konnte allerdings hier auch nicht festgestellt werden, so daß man zur Annahme kam, daß bestimmte Kiemenbogen ausgefallen sind (s. darüber auch Neal 1898, Hoffmann 1899, ferner Ahlborn 1884, Sewertzoff 1898). Diese Frage ist verschiedentlich diskutiert worden, ohne daß aber entscheidende Beweise dafür beigebracht wurden. Vielleicht trifft Koltzoff (1902) am ehesten das Richtige, wenn er die Verhältnisse bei den Selachiern ebenso wie bei *Petromyzon* deutet, daß nämlich die primäre Eumetamerie sich nur noch in einer allgemeinen Uebereinstimmung der Zahl erhalten hat, infolge von besonderen Bedingungen der Embryonalentwickelung. Es fallen dann Van Wijhe's Hilfshypothesen fort, die gerade für Ahlborn den Angriffspunkt gegen die ganze Lehre gaben.

Die Verhältnisse des *Amphioxides* führen nun dem Problem der Branchiomerie neue Verstärkungen zu Gunsten der primären Eumetamerie zu. Das, was bei *Amphioxus* und den niederen Cranioten nur mehr oder minder verwischt in die Erscheinung tritt, ist hier vollständig klar: *Amphioxides* besitzt eine reine Eumetamerie, derart, daß die Kiemenbogen somital, die Kiemenspalten intersomital liegen. Zwischen dem 1. und 2. Muskelsegment liegt die 1. Kiemenspalte und so fort. Selbst bei der hohen Zahl von 35 Kiemenbogen fanden wir diese Gesetzmäßigkeit durchgeführt, so daß wir sie für die ganze Ausdehnung des Kiemendarmes in Anspruch nehmen

dürfen. In der Entwickelung der Cranioten spielt bei den diesbezüglichen Erörterungen der Zusammenhang des Kiemenbogens mit dem zugehörigen Somiten eine große Rolle in Bezug auf die Frage, ob sich in der primären Branchiomerie eine Metamerie des ventralen Mesoderms ausdrückt. KOLTZOFF (1902) hat besonders darauf hingewiesen, daß, wenn dieser Zusammenhang nicht vorhanden ist, nur von einer Koincidenz der Kiemenbogenzahl mit der Segmentzahl gesprochen werden kann, nicht von einer primären Segmentierung des ventralen Mesoderms. Ich glaube, daß diese Ueberlegungen für *Amphioxides* nicht in Betracht kommen, da die Bildung der meisten, wenn nicht aller Kiemenspalten nach vollständiger Sonderung des ventralen Mesoderms vor sich geht, und nach Auflösung der primären Septen. Die Kiemenbogen sind die Räume, die durch den intersomitalen Durchbruch der Kiemenspalten aus dem ventralen Mesoderm — dem hier erhaltenen Splanchnocöl — ausgeschnitten werden, ebenso wie bei *Petromyzon*. In letzter Instanz müssen wir dies aber doch auch auf die ehemalige Segmentierung des ventralen Mesoderms zurückführen, wie durch die oben beschriebene intersegmentale Verwachsung des Darmes mit den Myosepten noch angedeutet wird.

Wir haben oben gesehen, daß die Eumetamerie bei *A. valdiviae* insofern eine Einschränkung erleidet, als vor dem zum 1. Segment gehörigen Kiemenbogen noch eine Anzahl weiterer Bogen und Spalten sich finden. Wir konnten zeigen, daß diese thatsächlich vor dem 1. Segment lagen, indem sämtliche Segmente ihre regelmäßigen eumetameren Kiemenbogen besaßen. Dies führt uns zur Frage nach der Zahl der primären Kiemenspalten. Die Forscher, die sich damit befaßt haben, sind wohl alle in dem Punkt einig, daß die Zahl ursprünglich eine größere war, als sie bei den jetzt lebenden Cranioten noch vorliegt. Anhaltspunkte für die Bestimmung der Zahl gab vor allem die Entwickelung des *Amphioxus* mit ihren beiden kritischen Stadien mit 14 und 8 Kiemenspalten. Die erstere Zahl wird z. B. von KOLTZOFF (1902) wegen der Uebereinstimmung mit der Kiemenzahl des *Bdellostoma stouti* in den Vordergrund gestellt, die letztere wegen ihrer Uebereinstimmung mit *Ammocoetes* von WILLEY (1894), der allerdings eine Variabilität zwischen 9 und 14 annimmt. FÜRBRINGER (1897) hingegen sieht nicht ein, warum gerade das Ende der larvalen Metamorphose für die primäre Kiemenzahl maßgebend sein soll, und hält es für ebenso möglich, daß die Erstreckung des Kiemenkorbes bis in das 24. bis 26. Myomer auf ebensoviele primäre Spalten schließen lasse. PRICE (1896) kommt auf Grund von allerdings inzwischen widerlegten Angaben über die *Bdellostoma*-Entwickelung zur Zahl 35, während VAN WIJHE früher 12 und weniger primäre Spalten annahm, jetzt bis 14 anzuerkennen scheint. Wenn man dazu noch nimmt, daß von vielen Forschern, im Extrem bekanntlich DOHRN noch eine große Zahl von präoralen Spalten postuliert wird, so kann man nur FÜRBRINGER (1897) zustimmen, wenn er sagt: „Wir stehen erst am Anfange der Kenntnis dieser Verhältnisse."

Auch aus der Organisation des *Amphioxides* läßt sich keine bestimmte Zahl als Ausgangspunkt für die höheren Chordaten gewinnen. Aber aus der Fähigkeit des Kiemendarmes, zwischen je 2 Segmenten in einem großen Bereich des Körpers eine Kiemenspalte zu bilden, können wir auf das primäre Vorhandensein von sehr zahlreichen Kiemenspalten schließen. Die ursprüngliche Polytremie der Wirbeltiere, die man aus vergleichend-anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Daten erschließen konnte, erhält so, scheint mir, eine sichere Grundlage. Schwieriger ist es, die vordere Grenze des Kiemendarmes festzustellen. Wir wollen aber diesen Punkt hier noch nicht besprechen, da er in engstem Zusammenhang mit der Frage der Kopf-

metamerie steht und mit dieser abgehandelt werden muß. Es sei nur bemerkt, daß die Autoren, die auf das ursprüngliche Vorhandensein prämandibularer Spalten schlossen, in den Verhältnissen des *A. valdiviae* eine Stütze ihrer Ansichten finden werden. Wie diese Kiemenspalten zu deuten sind, werden wir später sehen.

Es frägt sich nun, ob wir überhaupt im stande sind, die Cyclostomen-Kiemen von denen des *Amphioxides* abzuleiten. Wir haben da ja vor allem die unpaaren Kiemenspalten des letzteren, die paarigen Kiemensäcke der ersteren. Ich kann dies nicht als sehr wesentlich anerkennen. Wir haben ja gesehen, daß die *Amphioxides*-Kieme in ihrem Innern durchaus paarig aufgebaut ist. Eine vollständige Trennung der beiden Hälften bedeutet somit keinen besonders großen Schritt. Bei *Amphioxides* ist es nicht möglich, weil die ventral so weit herabreichende Rumpfmuskulatur nur ein sehr schmales Kiemenfeld übrig läßt.

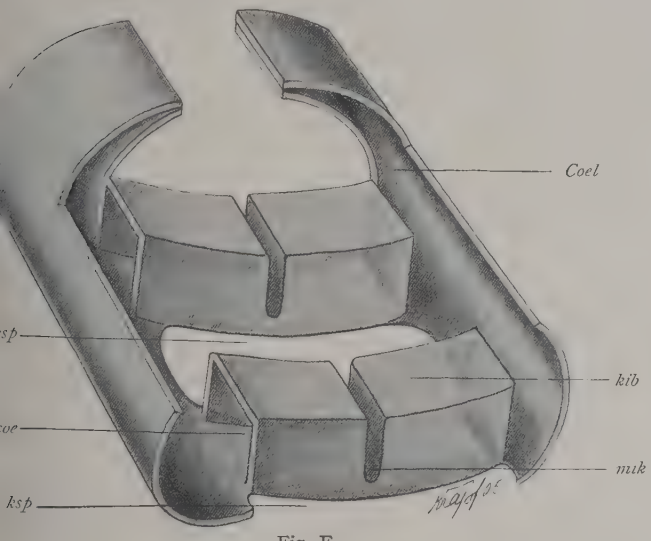


Fig. E.

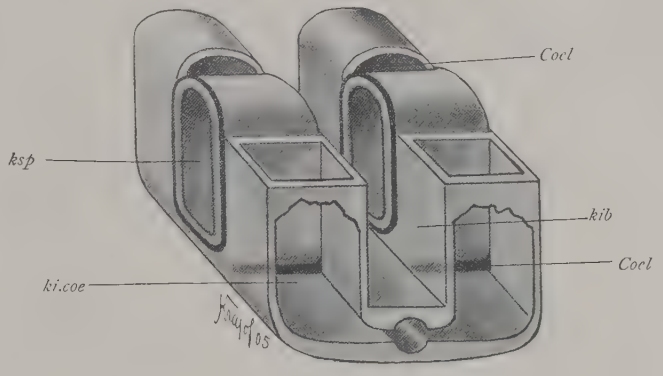


Fig. F.

Möglicherweise ist dies auch nur ein sekundärer Zustand, durch den bei den Vorfahren des *Amphioxides* bereits vorhandene paarige Spalten so zusammengedrängt wurden, daß sie in der Mittellinie verschmolzen. Ich halte diese Frage aber nicht für sehr wesentlich. Jedenfalls ist eine Voraussetzung für die Entwickelung des Kiemenapparats der Cranioten, daß die ventrale Rumpfmuskulatur in jenem Bereich zurückgebildet wird. Sobald dieser Vorgang aber einmal eintritt, ist für die beiden Hälften der *Amphioxides*-Kieme die Möglichkeit gegeben, an den Körperseiten hinaufzurücken, und damit wird, wie wir jetzt an Hand der Schemata Fig. E und F sehen wollen, ohne weiteres der Cyclostomen-Zustand erreicht. (Zu diesem primär anzunehmenden Schwund der ventralen Seitenrumpfmuskulatur bilden die Verhältnisse der Cyclostomen nur einen scheinbaren Gegensatz. Hier erstreckt sich ja die segmentale Muskulatur im Gegensatz zu den Gnathostomen über die Kiemenregion weg. Es ist dies aber eine durch verschiedene Faktoren bedingte Ueberschiebung, die sich auch darin ausdrückt, daß die Kiemenbogenmuskulatur vollständig von der segmentalen Muskulatur unabhängig bleibt.)

Was zunächst das respiratorische Epithel des *Amphioxides* betrifft, so ist es rein entodermal. Wir können auch hier von Kiemensäcken reden, allerdings Säcken von geringer Tiefe, die ausschließlich durch Ausbuchtungen der Darmwand gebildet werden, die mit der Epidermis im Kiemenfeld verlöten und durchbrechen. Es ist dies sehr wesentlich, wenn man sich auf

GÖTTE's (1901) zweifellos gut begründeten, auch neuerdings von MOROFF (1904) festgehaltenen Standpunkt stellt, daß die Cyclostomen einzig und allein entodermale Kiemen besitzen. So erhalten wir ohne weiteres die Kiemensäcke der Cyclostomen in ihrem ursprünglichen Zustand, wenn wir uns die *Amphioxides*-Kieme in ihre Hälften getrennt und seitlich in die Höhe gerückt vorstellen. Das, was späterhin die Kiemensäcke besonders charakterisiert, die durch Faltenbildung entstandenen Kiemenplättchen, sind in ihren ersten Anfängen ja auch schon bei *Amphioxides* zu erkennen. Denn die von vorne in den Kiemenbogen einschneidende Furche bildet auf diesem zwei einfachste Kiemenplättchen.

Besonders deutlich erweist sich der Kiemendarm des *Amphioxides* als Vorstufe zu dem der Cyclostomen in den Verhältnissen der Leibeshöhle. Bekanntlich ist die die Kiemen beherbergende vordere Körperregion der Cranioten durch die Reduktion der Leibeshöhle ausgezeichnet. Diese wird einmal durch ein Verwachsen des Kiemendarmes mit der Körperwand bewirkt, sodann durch das Verschwinden der ursprünglich vorhandenen Leibeshöhle in den Kiemenbogen. Bei *Amphioxides* liegt nun in Bezug auf die Leibeshöhle noch ein sehr primitiver Zustand vor, der aber bereits den Beginn jener Reduktionen andeutet. Ventrolateral ist auch im Bereich des Kiemendarmes noch die Leibeshöhle ausgedehnt vorhanden, und der Cölomkanal im Innern des Kiemenbogens ist nur ein durch den Durchbruch der Kiemenspalten zwischen zwei solchen abgegrenzter Raum (Fig. E *ki.coe*). In ähnlicher Weise verhalten sich nach KUPFFER (1894), KOLTZOFF (1902), VAN WIJHE (1882) ja auch die jüngsten Larven von *Petromyzon* und den Selachiern. Im dorsalen Teil des Kiemendarmes finden wir dagegen bereits das Verhalten der höheren Chordaten angebahnt. Denn wie aus den Querschnitten Fig. 60 u. 74 ersichtlich ist, ist die ganze dorsale Pars nutritoria des Darmes bereits vollständig mit der Körperwand verlötet, während ja der verdauende Darm frei in die Leibeshöhle hineinhängt. Wenn wir uns nun in dem Kiemendarm des *Amphioxides* Fig. E die Spaltenhälften seitlich in die Höhe rückend vorstellen, so erhalten wir für die Leibeshöhle Verhältnisse, wie sie in Fig. F schematisch zu erkennen sind. Die jetzt senkrecht stehenden Kiemenbogen (*kib*) enthalten einen Cölomraum (*ki.coe*), der dorsal über den Kiemensäcken mit dem stark eingeengten allgemeinen Cölom (*Coel*) kommuniziert, ebenso ventral, wo es durch die Teilung der primär ventralen Spalten und ihr seitliches Emporrücken jetzt kontinuierlich, nicht mehr durch die Spalten unterbrochen ist. Dies im Schema Fig. F dargestellte Verhalten ist aber mit sehr geringen Modifikationen bei den Cyclostomen zeitlebens noch verwirklicht, wie wir seit JOH. MÜLLER (1834) wissen, während es embryonal in genau dieser Weise auftritt. Nach JOH. MÜLLER sind die Kiemensäcke der Petromyzonten und Myxiniden allseitig von einem serösen Beutel, der Pleura, umgeben, die als Leibeshöhlenteile aufzufassen sind. Zwischen je 2 Kiemensäcken grenzen die Lamellen aneinander und bilden eine Art Septum, in dem besonders bei den Myxiniden die Muskulatur verläuft. Bei den Myxiniden öffnen sich diese Beutel nun mit weiten Oeffnungen in einen ventralen längs verlaufenden Hohlraum, in dem frei die Kiemenarterie liegt; und dieser erstreckt sich nach rückwärts bis zum Pericard, in das er mit seinen Oeffnungen mündet. Ich brauche wohl nicht besonders hervorzuheben, daß dies Verhalten bis auf die Septen, die wir unten noch besprechen werden, genau dem im Schema Fig. F durch Auseinanderweichen der Spalt- und Bogenhälften des *Amphioxides* abgeleiteten entspricht. Die Myxiniden stellen also in dem Verhalten ihrer letzten Reste des Kiemenbogencöloms ein

Zwischenstadium zwischen *Amphioxides* und den höheren Chordaten dar und lassen sich darin von jenem direkt ableiten. Van Wijhe (1902) hat neuerdings diese Verhältnisse herangezogen[1]), um den Vergleich mit den Cölomverhältnissen des *Amphioxus* in der Kiemendarmregion durchzuführen. Er vergleicht den ventralen Längskanal der Myxiniden mit dem hypobranchialen Cölom des *Amphioxus*, die serösen Beutel mit den Cölomkanälen der Kiemenbogen, die eine angrenzende Visceraltasche ringförmig umwachsen haben. Anmerkungsweise hält er es auch für möglich, „daß das epibranchiale Cölom, den Kiementaschen entsprechend, in Abteilungen zerfallen ist und in den dorsalen Teilen der Kiemenbeutel gesucht werden muß". Ich kann diesem Vergleich aus dem Grunde nicht zustimmen, weil er nicht berücksichtigt, daß die scheinbar ganz ähnlichen Dinge in Wirklichkeit eine ganz verschiedenartige Grundlage haben. Denn bei *Amphioxus* ist die Reduktion der Leibeshöhle ausschließlich eine Folge der Ausbildung des Peribranchialraums, der ins Innere des Körpers hineinwächst und die Leibeshöhle verdrängt. Bei den höheren Chordaten aber ist es einmal die weitgehende Verwachsung des Darmes mit der Körperwand und dann die Ausdehnung der Kiemensäcke, die die Leibeshöhle einschränkt. Es sind also analoge, nicht homologe Dinge. Dagegen ist der dorsale Teil des Cöloms von *Amphioxides* dem über den Kiemensäcken liegenden Beutelteil, das ventral liegende Kiemenbogencölom desselben den Seitenteilen der serösen Beutel samt dem ventralen Längsraum der Myxiniden homnlog, wie ohne weiteres die Schemata Fig. E u. F zeigen.

Eine Schwierigkeit in der Ableitung der serösen Beutel der Myxiniden vom Kopfcölom bilden nun zweifellos die Septa. Gegenbaur erkannte dies, indem er in seiner Vergleichenden Anatomie schrieb: „.... sind sie wohl aus dem Kopfcölom entstanden. Dagegen spricht nur das Verhalten der Septa, welchen bei jener Annahme keine interbranchiale Lage zukommen kann." Ich glaube, daß diese Septen, über deren Entwickelung leider nichts bekannt ist, ihre jedenfalls sekundäre Entstehung der Kiemenbogenmuskulatur verdanken. Diese ist ja bei den Cyclostomen sehr wohl entwickelt, und zwar bei den Myxiniden noch einfacher, bei den Petromyzonten komplizierter gebaut. Wenn wir aus der eingehenden Schilderung, die Joh. Müller (1834) für den bei *Bdellostoma* verwirklichten einfachsten Fall giebt, das Prinzip herausschälen, so handelt es sich bei diesem „Constrictorensystem" um schleifenförmig den Kiemendarm umfassende Muskelzüge, die sich dorsal unter der Chorda kreuzen. In jedem Kiemenbogen zieht ein solches schräg verlaufendes Bündel herab, und zwar verläuft es zwischen den Blättern des Septums. Von dieser Muskulatur ist uns durch die Untersuchungen von Dohrn (1884) und Kupffer (1894) auch die Entwickelung bekannt, wenigstens für *Petromyzon*. Zwischen den Kiemenbogen findet sich ein mesodermaler Schlauch, das den Seitenplattenhöhlen entsprechende Kiemenbogencölom.

---

1) Van Wijhe ist hierbei ein Irrtum untergelaufen. Er sagt: „Der ventrale Raum, in welchem der Truncus arteriosus bei den Myxinoiden verläuft, grenzt zwar am vorderen, pericardialen Ende der Leibeshöhle, derselbe ist nach Müller aber gegen die Leibeshöhle abgeschlossen. Die Annahme ist wohl nicht gewagt, daß dieser Abschluß erst im Laufe der Ontogenese zu stande gekommen ist. Wäre der Abschluß nicht vorhanden, so hätten wir im wesentlichen dieselbe Bildung, welche vorübergehend bei Selachierembryonen und bleibend beim *Amphioxus* vorkommt, indem die pericardiale Abteilung der Leibeshöhle sich unter dem Kiemenkorb nach vorn als hypobranchiales Cölom verlängert und zwischen den Kiemenspalten Fortsetzungen (als mesobranchiales Cölom) abgiebt." Joh. Müller beschreibt indessen ausdrücklich die Kommunikation des den Truncus arteriosus umgebenden Cölomraumes mit der pericardialen Leibeshöhle. Es heißt da S. 265: „Der vordere gemeinschaftliche Mittelraum der serösen Kiemenbeutel setzt sich am unteren Ende derselben durch mehrere enge Kommunikationsöffnungen unter die Haut fort, die um die Herzkammer herumliegt . . . ." Und später bei Besprechung der Verwachsungen des Pericards: „Blies ich bei *Bdellostoma heterotrema* und *hexatrema* von oben aus dem Raum um die Kiemenarterie nach abwärts, so wurde der Beutel um die Herzkammer nur stellenweise aufgetrieben."

Dieser Muskelschlauch legt sich der vorderen Wand der hinter ihm gelegenen Kiementasche an und bildet Muskelfasern, die zuerst vollständig umfassende Schleifen sind. Diese Entwickelung stimmt vor allem mit VAN WIJHE's (1882) Schilderung für die Selachier überein, deren Hauptresultat ist, daß sich die Kiemenbogenmuskulatur aus den Wänden der Visceralbogenhöhlen entwickelt, die als ventrales Mesoderm den Seitenplatten des Rumpfmesoderms homolog sind.

Bei *Amphioxides* sehen wir nun in der Kiemenbogenmuskulatur das Urschema für dieses Organsystem verwirklicht, und zwar in einer mit den oben erwähnten anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Daten übereinstimmenden Weise. Zu jedem Kiemenbogen, also auch zu jedem Segment, gehört ein schleifenförmig den Darm umgreifender Muskel, ein Constrictor, der innerhalb der Leibeshöhle liegt, mithin dem Cölomepithel entstammt. Lassen wir, um zu den Cyclostomenkiemen zu gelangen, die beiden Kiemenbogenhälften des *Amphioxides* nach der Seite auseinanderrücken, so gelangen damit auch die Ursprünge des Muskels in eine mehr dorsale Lage, bis sie schließlich unterhalb der Chorda liegen. Die viscerale Muskulatur von *Bdellostoma* unterscheidet sich somit von der des *Amphioxides*, abgesehen von für den Bauplan unwesentlichen Details, nur in dem seitlichen Hinaufrücken der Muskelursprünge. Ein weiterer Unterschied ist in dem Verhältnis zur Leibeshöhle gegeben, das uns gleichzeitig die Entstehung der Septa erläutert. Das Constrictorensystem des *Amphioxides* gehört ja dem parietalen Blatt des Cölomepithels an. Wenn wir uns während der Ausbildung der Kiemensäcke aus den flachen Säcken des *Amphioxides* das Kiemenbogencölom noch erhalten denken, so wird das parietale Blatt mit dem Muskel lateral von der Darmwand entfernt, wenn ihr Zusammenhang gewahrt bleibt. Da aber die Wirkung des Muskels sich auf die Darmwand erstreckt, so bleibt er dieser bei der Sackbildung angelagert und hält damit eine seinem Verlauf entsprechende splanchnopleurale Falte fest, die dann, wenn der Prozeß beendet ist, das Septum vorstellt, in dem sich dann der Muskel sekundär ausbreitet. Diese Vorstellung stimmt mit den anatomischen Daten, die JOH. MÜLLER für die Myxiniden giebt, gut überein, entwickelungsgeschichtliche Belege besitzen wir aber noch nicht. In Textfig. G a—e ist der Vorgang, wie ich ihn mir vorstelle, schematisch in einem Frontalschnitt wiedergegeben. Ob sich bei *Amphioxus* derartige Muskeln finden, ist leider nicht bekannt. RAY LANKESTER und WILLEY (1890) erwähnen allerdings Muskeln, die die Oeffnung der Kiemenspalten regulieren, ohne aber Näheres anzugeben. Auch aus den vielfach bestrittenen Angaben über Muskeln am Kiemenkorb des erwachsenen *Amphioxus* [W. MÜLLER (1873), LANGERHANS (1876), SCHNEIDER (1879), ROHON (1881)] läßt sich nichts entnehmen. Und doch hat gerade diese Muskulatur ein besonderes Interesse gewonnen, seit sie VAN WIJHE (1882) zum Ausgangspunkt seiner Verbesserung des BELL'schen Gesetzes machte, die FÜRBRINGER (1897) „als eine der glücklichsten morphologischen Daten der letzten Decennien" bezeichnet. Danach ist die den Seitenplatten entstammende viscerale Muskulatur streng von der somitalen Rumpfmuskulatur zu trennen und zwar besitzt sie ihre motorischen Nerven in dem Ramus visceralis der dorsalen Spinalnerven. Bei *Amphioxus* zählte man zu dieser Muskulatur außer dem zweifellos hingehörigen Velarmuskel vor allem den Musculus transversus und den äußeren Lippen-

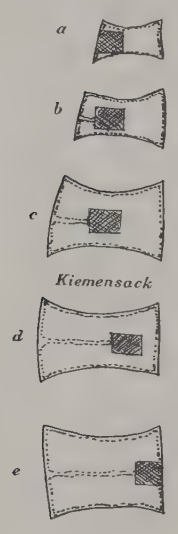


Fig. G.

muskel. Hatschek (1892) war es, der die Entwickelung der letzteren feststellte. Sie entwickeln sich nämlich aus den Seitenfaltenhöhlen, und zwar deren medialem Epithel. Der eigentliche Transversalmuskel kann demnach erst zu stande kommen, wenn sich der Peribranchialraum schließt. Der äußere Lippenmuskel ist nach Van Wijhe die linksseitige Fortsetzung des M. transversus. Da die Seitenfaltenhöhlen zweifellos Cölomabkömmlinge sind und der M. transversus in der That von den Rami viscerales innerviert wird, so kann man ihm seine Zugehörigkeit zu der visceralen Muskulatur nicht absprechen. Innerhalb dieser ist er jedoch eine besondere Erscheinung, die mit der visceralen Muskulatur der Cranioten gar nichts zu thun hat. Seine Ausbildung ist durch den sekundären Erwerb der Peribranchialhöhle bedingt und ohne das Verwachsen der Seitenfalten gar nicht möglich. Ein echter Visceralmuskel kann aber nicht in einem Auswuchs der Leibeshöhle irgendwo in der Körperwand gebildet werden, sondern muß der Wand des Kiemenbogencöloms, d. i. der in der Kiemenregion eingeengten Wand der Seitenplatten, entstammen. Von *Amphioxus* aus fehlt uns also hierin vollständig die Möglichkeit, an die höheren Zustände anzuknüpfen, infolge seiner durch den Erwerb des Peribranchialraumes abgeänderten Organisation. *Amphioxides* zeigt uns dagegen in klarer und einwandfreier Weise auch in diesen Dingen den Ausgangspunkt für die weitere phyletische Entwickelung[1]). Und wir können nach allem Vorhergegangenem sagen, daß sich dieser Satz auf den ganzen Kiemenapparat bezieht, der in allen Punkten direkt zu dem der niedersten Cranioten hinüberführt[2]).

Im Anschluß an den Kiemenapparat möchte ich noch mit ein paar Worten auf einige Organsysteme eingehen, die dazu in engster Beziehung stehen. Das ist einmal der **Peribranchialraum** des *Amphioxus*. Wir haben oben den Beweis zu erbringen gesucht, daß er eine Organisationseigentümlichkeit der Branchiostomiden ist, die, durch besondere Lebensbedingungen entstanden, vom eigentlichen Vertebratenstamme wegführt. Damit geraten wir in Gegensatz zu den Forschern, die diesem Organ eine phyletische Bedeutung für die Wirbeltierorganisation zuschreiben. Bekanntlich hat Boveri (1892) die Entdeckung der exkretorischen Kanälchen, die er den Vornierenkanälchen homologisiert, dazu geführt, im Peribranchialraum den Vorläufer des Vornierenganges zu sehen. Seine Hauptargumente sind die topographische Uebereinstimmung und die embryonale Anlage des Vornierenganges im Anschluß an das Ektoderm. Seine Ausführungen haben vielfachen Widerspruch erfahren, teils in Bezug auf die Vornierenhomologie, teils auch nur in Bezug auf den Peribranchialraum (siehe z. B. Van Wijhe 1893, 1902, Götte 1895, Näheres bei Felix 1904). Andere Forscher, wie Willey (1893), Fürbringer (1897), Zarnik (1904 b), haben sich ihnen dagegen angeschlossen und sehen mit Boveri im Peribranchialraum ein primitives Organ der Wirbeltiere. Wenn wir die Vornierenhomologie annehmen, so bestehen aber immer noch genug Schwierigkeiten für jene Annahme. Eine solche suchte Boveri selbst zu entkräften, nämlich die in der Entwickelung des Peribranchialraumes liegende, durch dessen Beziehung zur Kiemenanlage. „Nun liegen aber beim *Amphioxus*“, heißt es, „die ersten Kiemenspalten zur Zeit der Entstehung des Peribranchialraumes rein ventral, um

1) *Amphioxides* besitzt in dem Schließmuskel des Präoralorgans noch einen weiteren Visceralmuskel, auf den wir aber erst bei Besprechung der Rostralhöhlen zurückkommen werden.

2) Ich habe von den specifischen Eigentümlichkeiten der Cyclostomenkiemensäcke wie der Anordnung der Kiemenplättchen und der Sonderung des respiratorischen Sackes von zu- und abführenden Strecken nicht gesprochen. Es wird wohl niemand zweifeln, daß dies besondere Weiterbildungen sind, die mit dem Organisationsprinzip, wie es sich in der Entwickelung dieser Organe auch ausprägt, nichts zu thun haben.

erst später durch Wachstumsverschiebung ihre seitliche Lage zu gewinnen; die Kiemenspalten der Cranioten dagegen werden gleich lateral angelegt. So wenig Anhaltspunkte wir für die Deutung dieses Unterschiedes haben, so wenig ist derselbe doch jemals als ein Grund angesehen worden, an der Homologie der Craniotenkiemenspalten mit denen des *Amphioxus* zu zweifeln. Und ganz ebensowenig kann der Unterschied im Entstehungsort des Peribranchialraumes und des Vornierenganges gegen deren Homologisierung geltend gemacht werden. Im Gegenteil: wenn die Kiemenspalten (und Vornierenkanälchen), die bei den Cranioten lateral angelegt werden, beim *Amphioxus* ventral entstehen, so kann es nur als ein Beweis für die Homologie der zu jenen Organen hier und dort gehörigen Gangbildungen angesehen werden, wenn in dem Ort ihrer ersten Anlage die gleiche Differenz vorhanden ist." Dabei ist allerdings unverständlich, was bei der Umbildung des Peribranchialraumes zum Vornierengang mit der Kiemenausmündung wird. Dieser Schwierigkeit suchte FÜRBRINGER (1897) gerecht zu werden. Er nimmt an, „daß die Vorfahren der Vertebraten zuerst frei nach außen sich öffnende Kiemenspalten besaßen, daß dieselben danach durch ventrales Hinunterwachsen der Leibeswand in Gestalt der (eine innere viscerale und eine äußere somatische Muskulatur besitzenden) Bauchfalten Schutz erhielten und nun in den damit entstandenen Peribranchialraum einmündeten. Derselbe gelangte bei den Acraniern ebenso wie der Kiemenapparat derselben zu einer besonderen, einseitigen höheren Ausbildung, während er bei den Cranioten durch eine successive Verwachsung der Leibeswand (Bauchfalten) mit den Kiemen sich allmählich verengerte und schließlich — unter gewissen Umbildungen — wohl nur noch in dem Vornierengange als seinem letzten Reste erhalten blieb. Mit dieser Vereinigung der Leibeswand mit dem Kiemenkorbe und dem dadurch bedingten Verschlusse des Peribranchialraumes mußten sich neue äußere Oeffnungen der Kiemenspalten bilden, falls die Kiemen in ihren Funktionen nicht behindert werden sollten; dies geschah bei den Myxinoiden durch Ausbildung der äußeren Kiemengänge, welche die Kommunikation mit der äußeren Leibeswand und die Ausmündung der Kiemen nach außen vermittelten. Wie schon bei den Myxinoiden ausgeführt, geben verschiedene Instanzen, insbesondere der Verlauf der ventralen Spinalnervenäste, an die Hand, eine derartige phylogenetische Entwickelungsbahn zu vermuten und anzunehmen, wenn auch die Ontogenese dieser Bildungsvorgänge noch nicht bekannt ist. Die Myxinoiden stehen sonach in dieser Hinsicht nicht allzufern von *Amphioxus*." Und an einer anderen Stelle: „Weitere Ueberlegung und Untersuchung der zu beobachtenden Verhältnisse giebt indessen an die Hand, eine ursprüngliche Selbständigkeit des Kiemenapparates gegenüber der Rumpfwand zu statuieren, welche die Myxinoiden von den bisher behandelten Vertretern (Gnathostomen und Petromyzonten) entfernt, zugleich aber ein Verhalten offenbart, welches etwa an die bei *Amphioxus* sich findende Beziehung des Kiemenkorbes zu der Rumpfwand erinnert. Nach dieser Anschauung, welche auch das sonst schwer verständliche abweichende Verhalten von *Myxine* (Zusammenmünden aller Kiemengänge in einer hintersten äußeren Oeffnung bei unverändertem metamerischen Verlauf der Spinalnerven) genügend erklärt, würden die Kiemen der Myxinoiden ursprünglich in einen der peribranchialen Höhle des *Amphioxus* homologen Raum eingemündet sein und würden erst später, nachdem die relativen metamerischen Verhältnisse der Rumpfmuskelmyomeren und der Branchiomeren eine gewisse Fixierung erreicht hatten, den peripherischen Anschluß an die Haut gewonnen haben."

Ich kann, wie gesagt, BOVERI wie FÜRBRINGER hierin nicht folgen. Denn ich glaube,

daß durch den Bau des *Amphioxides* wie den Vergleich mit der *Amphioxus*-Entwickelung erwiesen ist, daß der Peribranchialraum ein besonderer Erwerb der Branchiostomiden ist, eine Anpassung an deren Lebensweise, die vom Chordatenstamm wegführt. Was speciell Fürbringer's Annahme betrifft, so ist es ja auch zweifellos natürlicher, daß die äußeren Mündungen der einzelnen Kiemensäcke von *Bdellostoma* einen ursprünglicheren Zustand repräsentieren. Trotzdem glaube ich, daß Boveri's Gedankengang fruchtbringend bleibt, wenn man ihn entsprechend meinen neuen Befunden modifiziert. Ich vermochte ja bei *Amphioxides* keine Vornierenkanälchen nachzuweisen. Möglicherweise gelingt dies aber doch an älteren Exemplaren oder an frischem Material. Falls sie vorhanden sind, muß aber ihre Lage eine ganz bestimmte sein, nämlich an den Seiten der Kiemenspalten, hier in das Kiemenfeld am inneren Umschlagsrand der Seitenfalten einmündend. Wenn nun die Entwickelung zu den Myxinoiden in der That so verläuft, wie ich es darlegte, nämlich indem die Kiementaschen nach den beiden Seiten auseinanderrückten, so wird damit auch der Ansatz der Falten seitlich und dorsal verschoben und gelangt so in die Lage, die der thatsächlichen embryonalen Ursprungsstelle des Vornierenganges entspricht. Es brauchte sich nunmehr, wenn mit dem seitlichen Emporrücken der Taschen die Metapleuralfalten verkümmern, in der Tiefe der Falte, wo die Kanälchen einmünden, nur die Rinne zum Kanal zu schließen, um die natürlichen Verhältnisse des Vornierenganges zu erreichen. Diese Ueberlegung hat natürlich nichts Definitives, da ja bei *Amphioxides* noch keine Vornierenkanälchen gefunden sind. Sie sollte nur zeigen, wie das fruchtbare Prinzip in Boveri's Hypothese mit den neuen Thatsachen vereinigt werden kann, ja sogar hierdurch die Schwierigkeiten ihrer ursprünglichen Fassung beseitigt werden.

Mit den Atmungsorganen stehen in engstem Zusammenhang die **Kreislauforgane,** denen auch einige Worte gewidmet seien. Die Hauptbesonderheit, die *Amphioxides* hierin aufweist, besteht ja in der unpaaren Beschaffenheit der ganzen Aorta, auch im Bereich des Kiemendarmes. Wir sind dagegen gewohnt, als den primitiven Zustand der Wirbeltiere den vorderen Ursprung der Aorta aus paarigen Aortenwurzeln zu betrachten, zumal bei *Amphioxus* dieser Zustand schon repräsentiert ist. Ich habe bereits oben auseinandergesetzt, daß man dies Verhalten bei *Amphioxus* sehr wohl anders auffassen kann, daß wahrscheinlich ebenso wie die Kiemenspalten auch die beiden Aorten ganz verschiedener Natur sind. Nun finden wir aber in der That ja bei den Cyclostomen auch nur eine unpaare Aorta, in die direkt die Kiemenbogengefäße einmünden. Ganz vorn gehen von dieser erst 2 kurze Gefäße, die Carotiden ab [über deren Zusammenhang mit den Kiemengefäßen siehe Joh. Müller (1838)]. Bei den Myxinoiden konnte man leicht dies Verhalten so auffassen, daß durch die bedeutende Verschiebung des Kiemenapparates nach hinten die Kiemengefäße sekundär in die unpaare Aorta münden. Für *Petromyzon* paßt jedoch diese Erklärung schon nicht. Hier besteht aber in der Entwickelungsgeschichte das, wie mir scheint, außerordentlich wichtige Faktum, daß in früheren Entwickelungsstadien bereits die Aorta unpaar ist und so die Kiemenbogengefäße aufnimmt und sich erst an der Einmündung des 1. Aortenbogens gabelt (Götte, 1901). Ich kann hierin nur dasselbe primitive Verhalten wie bei *Amphioxides* erblicken, das ein weiterer Beleg für dessen nahe Verwandtschaft mit den Cyclostomen ist.

Ich kann mir nicht versagen, an dieser Stelle auch einige Worte über die Entstehung des Herzens einzufügen, d. h. über die physiologischen Bedingungen, die von den Acraniern

zu den Cyclostomen diesen großen Fortschritt bedingten. Die gewöhnliche Annahme, wie wir sie z. B. bei GEGENBAUR (Vergl. Anat.) vertreten finden, ist, daß der größere Widerstand in dem komplizierteren Kiemenkapillarnetz der Cranioten die Sonderung des muskulösen Propulsationsapparates bedingte. Zweifellos ist dies ein gewichtiger Faktor; ich glaube aber, daß noch ein anderer ebenso wichtiger hinzukommt, nämlich die Reduktion des Kopfcöloms. Solange nämlich die Leibeshöhle im ganzen Umfang des Kiemendarmes erhalten ist, wie bei *Amphioxides*, spielte für die Blutbewegung der Atemrhythmus eine viel größere Rolle als die Kontraktilität der Gefäße. Synchron mit den Atembewegungen entsteht im Cölom des Vorderrumpfes ein negativer Druck, der das Blut der Vena subintestinalis nach vorne strömen läßt. Welche Bedeutung gerade für die Strömung in den Venen ein solcher negativer Druck hat, ist ja bekannt; ich erinnere an den Einfluß der Pleurahöhle der Säugetiere auf die großen Venenstämme. Sobald nun aus Gründen, die jedenfalls in der Ausbildung des Kiemenapparates liegen, die Leibeshöhle im Bereich des Kiemendarmes reduziert wird, fällt dieser wichtige Faktor hinweg, und die außerdem erhöhten Leistungen fordern eine neue propulsatorische Einrichtung, die in Gestalt der muskulösen Differenzierung eines hinter den Kiemen liegenden ventralen Gefäßabschnittes in die Erscheinung tritt. Bei *Amphioxus* ist allerdings die Leibeshöhle im Bereich des Kiemendarmes auch stark reduziert. Funktionell wird sie aber hier von dem an ihrer Stelle liegenden Peribranchialraum vertreten, der sich bei den Atembewegungen erweitert und verengert. Mit diesem Prinzip stimmt auch das Auftreten eines Herzens bei den Tunicaten überein, das seiner Bildung nach morphologisch nicht mit dem Vertebratenherz verglichen werden kann, das aber seine unabhängige Differenzierung dem gleichen Umstand, der bedeutenden Reduktion der Leibeshöhle, verdankt. Vielleicht ist auch das Molluskenherz in Verbindung mit ähnlichen physiologischen Bedingungen entstanden zu denken.

Zum Schlusse dieses Abschnittes noch ein paar Worte über das **Endostyl.** WILHELM MÜLLER (1875) war es, der zuerst das Endostyl der Tunicaten und des *Amphioxus* mit der Glandula thyreoidea der Cyclostomen homologisierte. Von DOHRN (1885) wurde dies dann besonders weiter ausgeführt und ist seitdem ziemlich allgemein angenommen, so daß z. B. VAN WIJHE (1902) das Endostyl des *Amphioxus* direkt Gl. thyreoidea nennt. Die Hauptstütze dieser Theorie ist die Entwickelung der Thyreoidea des *Ammocoetes* aus einer Rinne am Boden des Kiemendarmes, die sich nach vorne ausstülpt und sich dann schließlich zu einem Drüsenschlauch abschließt. Da die Rinne ähnliche histologische Struktur wie das Endostyl haben soll und als schleimabsonderndes Organ auch ähnliche Funktionen erfüllt (s. GÖTTE 1901), so scheint die Homologie gut gestützt. Ich kann mich ihr gegenüber trotzdem eines gewissen Skepticismus nicht erwehren. Wenn man die Entwickelung des *Amphioxus*-Kiemendarmes als eine durch besondere Bedingungen cänogenetisch veränderte betrachtet, so wird man vielleicht auch auf die Entwickelung des Endostyls bei dieser Form keinen Wert legen. Thut man das aber nicht, und ich glaube die Berechtigung dazu aus den Befunden bei *Amphioxides* erwiesen zu haben, so verliert der Vergleich bedeutend an Wahrscheinlichkeit. In der Entwickelung des *Amphioxus* treffen wir ja das Endostyl zuerst als einen Flimmerdrüsenstreifen, der der rechten Darmwand angehört und sich hier von der Ventral- zur Dorsalseite erstreckt. Den gleichen Zustand fanden wir bei *Amphioxides* vor, wo wir auch das Verständnis für diese Anordnung in Beziehung zur seitlichen Lage des Mundes und der Sonderung einer dorsalen Pars nutritoria des Darmes finden konnten.

Von einem derartigen Endostyl können wir aber die Thyreoidea der Cyclostomen nur schlecht ableiten. Und bedenken wir weiterhin die Umbildung dieses Streifens zur Hypobranchialrinne beim *Amphioxus*. Die Rinne ist durch den ventral zwischen den beiden Kiemenspaltenreihen frei bleibenden Raum gegeben, und in diesem wächst dann der Drüsenstreif nach hinten aus. Man kann diesen Entwickelungsgang, auch wenn man meine Anschauungen über das Verhältnis von *Amphioxides* und *Amphioxus* nicht billigt, nicht außer acht lassen, denn auch bei den Tunicaten entsteht das Endostyl als ein senkrecht stehender Drüsenstreifen, der erst nachträglich seine ventrale Lage erlangt und nach hinten wächst. Wie ganz anders bildet sich aber die Thyreoidea des *Ammocoetes*, besonders nach der neuen Schilderung von Götte (1901). Ich will nicht sagen, daß damit die Homologisierung der beiden Organe völlig unmöglich sei. Der vorderste ventral gelegene Abschnitt des Flimmerstreifens kann ja zur Bildung jener Drüse den Ausgangspunkt gegeben haben, und auch Götte möchte ja nur den vordersten Teil des *Amphioxus*-Endostyls in Betracht ziehen. Ich möchte aber zum Ausdruck bringen, daß ich die Homologie nicht für so sicher begründet ansehen kann, wie allgemein angenommen wird.

b) Die Segmentierung des Kopfes und damit zusammenhängende Probleme.

Wenn wir es wagen, in diesem Abschnitt an das Problem der Segmentierung des Wirbeltierkopfes heranzutreten, so kann es natürlich nicht unsere Aufgabe sein, eine erschöpfende Darstellung des Problems zu geben, eine Aufgabe, der wir uns auch durchaus nicht gewachsen fühlen. Wir können nur versuchen, zuzusehen, ob vielleicht aus den Erfahrungen an *Amphioxides* sich eine bessere Grundlage für den Vergleich mit der Entwickelung des Craniotenkopfes, speciell des Vorderkopfes, gewinnen läßt, als es von *Amphioxus* ausgehend bisher möglich war, für den der Satz Fürbringer's, mit dem auch Koltzoff seine diesbezüglichen Erörterungen einleitet, maßgebend ist: „Wir sind noch nicht genügend orientiert, in welcher Weise und in welchem Grade sich primordiale Verhältnisse und Rückbildungen hier mischen.“ Das erste, worüber wir Klarheit erlangen müssen, ist die Frage, ob die vor dem 1. Muskelsegment liegenden Höhlen der Acranier segmentale Teile in sich enthalten, und wie dementsprechend ihre vordersten Nerven zu beurteilen sind. Sodann müssen wir feststellen, mit welchen Segmenten der Cranioten diese Segmente zu vergleichen sind.

Bekanntlich unterscheidet sich **das 1. wohlausgebildete Muskelsegment** der Acranier von allen hinter ihm liegenden durch den Besitz seitlicher Fortsätze, welche in das Rostrum eindringen und hier die seitlichen Rostralhöhlen darstellen. Es erhebt sich damit die Frage, ob dieses Segment einem gewöhnlichen Muskelsegment entspricht oder nicht, eine Frage, die in verschiedener Weise beantwortet wurde. In seiner klassischen Darstellung der *Amphioxus*-Entwickelung stellt Hatschek (1881) fest, daß „schon während der Schließung des Kommunikationsspaltes das 1. Ursegment nach vorne in einen stumpfen Fortsatz auswächst (Fig. 93, 94). Man kann an diesen Schnitten erkennen, daß das 1. Ursegment zugleich schon vollkommen zur Sonderung gekommen ist und die Kontinuität mit dem Darmblatte aufgegeben hat. Es läßt sich daraus entnehmen, daß der auswachsende Fortsatz nicht durch eine neue Faltung des Endoderms entsteht, wie dies bei der Chorda der Fall war, sondern aus dem Materiale des schon angelegten Ursegmentes sich bildet. Man kann ferner, wenn man die Schnittreihen der ver-

schiedenen Stadien verfolgt, sehen, wie der hohle Fortsatz immer weiter nach vorne in Regionen, wo früher keine Mesodermbildung vorhanden war, eindringt." Aus dieser Darstellung folgt natürlich der Schluß, daß das 1. Muskelsegment samt rostralem Fortsatz ein einheitliches Segment darstellt. Den gleichen Schluß zieht mit noch größerer Bestimmtheit LEGROS (1897) aus seinen embryologischen Untersuchungen: „D'après nos observations, les deux cavités coelomiques, qui siègent dans toute l'étendue du rostre sur les côtés de la corde dorsale constituent bien réellement des prolongements du scléro-myocèle du premier somite, et leurs parois (prolongement céphalique du premier protosomite) sont en continuité pendant toute la vie avec celles du premier somite. Nous ne pouvons admettre avec HATSCHEK que ces prolongements céphaliques constituent une formation spéciale qui représenterait un premier protosomite devenu rudimentaire. Le premier protosomite larvaire avec son prolongement céphalique représentent bien en fait un seul protosomite, le plus antérieur, allongé d'arrière en avant par suite de la formation du rostre." Auch MAC BRIDE's (1898) embryologische Untersuchungen führen zum gleichen Resultat. Dieser Ansicht schlossen sich dann vor allem NEAL (1898), KOLTZOFF (1902) und VAN WIJHE (1902) an, allerdings nicht auf Grund eigener Untersuchungen, sondern vorwiegend im Gefolge vergleichender Betrachtungen, die die Homologisierung mit entsprechenden Gebilden in der Craniotenentwickelung bezweckten.

Dieser Auffassung steht nun eine andere gegenüber, welche in dem rostralen Fortsatz des 1. Myotoms ein vorderes rudimentäres Myotom sieht. Ihr Begründer ist HATSCHEK (1892), der damit seine frühere Ansicht verließ. Auch seine wichtigen Sätze seien wörtlich wiedergegeben: „Das zuerst entstehende (älteste) Ursegment geht nach vorne in einen schmalen Fortsatz über, der als Neubildung vom primären Endoderm sich abfaltet. Dieser rostrale Fortsatz des Mesoderms ist als vorderstes, rudimentär ausgebildetes, und nur undeutlich von dem zweiten abgegrenztes Ursegment zu betrachten. Das zuerst entstandene ist seiner Lage nach als 2. Ursegment zu zählen, auf dieses folgen nach hinten die anderen Ursegmente in strengster Altersreihe. . . . In entsprechender Weise verhalten sich die aus einem bestimmten Teilstücke jener Ursegmente entstehenden Myomeren des Seitenrumpfmuskels. Der rostrale Fortsatz dieses Muskels ist als erstes, undeutlich abgegrenztes Myomer zu betrachten. Bei der Larve sind die Muskelfibrillen dieses rostralen Fortsatzes bis in die äußerste vordere Körperspitze wohl ausgebildet. In dem entwickelten Tiere werden sie rudimentär, doch finden sich Reste derselben — sogar deutlicher nach hinten abgegrenzt — am vorderen unteren Rande des zweiten [d. i. ersten bleibenden] Myomers dauernd erhalten. Eine gesonderte Innervierung dieses rostralen Fortsatzes konnte nicht beobachtet werden." Hierzu bemerkt HATSCHEK noch in einer Anmerkung: „Wollte man den rostralen Fortsatz nur als einen Teil des 1. Ursegmentes betrachten, so würden sich Aenderungen in der Darstellung ergeben, die jeder leicht durchführen kann. Diese Ausdrucksweise wäre vielleicht bequemer, würde aber der richtigen Auffassung wohl nicht so nahe kommen (sie wurde in einer früheren Arbeit von mir gebraucht)." Der hier niedergelegten Anschauung hat sich im wesentlichen nur FÜRBRINGER (1897) angeschlossen, allerdings mit Reserve, da er immer wieder betont, „daß jede definitive Grenzbestimmung am vorderen (wie am hinteren) Körperende des *Amphioxus* hinsichtlich der vordersten (und hintersten) Myomeren und Nerven — und dies bezieht sich sowohl auf die ventralen wie dorsalen Nerven — mir verfrüht erscheint".

Betrachten wir nun einmal unparteiisch, ohne uns durch den wünschenswerten Vergleich mit der Craniotenentwickelung leiten zu lassen, die Verhältnisse dieses strittigen Myomers im ausgebildeten Acranier, wie in seiner Entwickelung, so besagen die Zustände bei *Amphioxus* zunächst, daß es jedenfalls etwas Andersartiges ist als die folgenden Myomeren, und zwar, daß es keine Einheit ist, sondern etwas Zusammengesetztes. Ein Blick auf Hatschek's (1881) Figuren 48—53 zeigt, daß dieses Somitenbläschen bereits bei jüngsten Embryonalstadien, noch bevor sich der typische Rostralfortsatz gebildet hat, wesentlich größer ist als alle folgenden. Und zwar fällt diese Größe nicht in die Reihe der von hinten nach vorn an Größe zunehmenden Myotome, sondern erscheint als ein besonderer Faktor. Die Besonderheit dieses Somits tritt dann weiterhin in die Erscheinung bei der sehr frühzeitigen Bildung des rostralen Fortsatzes. Daß dieser somitaler Natur ist, beweist er durch seine Fähigkeit, Muskeln zu bilden, wie aus obigem Citat Hatschek's hervorgeht. Van Wijhe (1902) macht sogar für den erwachsenen *Amphioxus* die Angabe, daß die mediale Wand der seitlichen Rostralhöhlen nicht von gewöhnlichem Epithel bekleidet wird. Vielmehr sieht man, „daß die Zellen hier zwar auch noch eine einfache Schicht bilden, aber sämtlich langgestreckt, spindelförmig sind, mit der Längsachse parallel der Körperachse, während die Kerne gestreckt-ellipsoidisch ‚stäbchenförmig' sind. Ich kann diese Zellen nur als glatte Muskelzellen deuten." Weiterhin unterscheidet dieses Segment von den folgenden seine Beziehung zur Leibeshöhle, also zu seinem Seitenplattenanteil nach der Sonderung in Myotom und Splanchnotom. Wie es nämlich in frühen Stadien schon länger mit der Urdarmhöhle kommuniziert als die anderen Segmente, so behält es auch besonders lange die Kommunikation mit der Leibeshöhle (Seitenplattenhöhle) bei. Nach Mac Bride (1898) „during early larval live, at any rate, the persistent cavity of this ‚first myotome' on the right side remains in open and obvious communication with the ventral part of the collar cavity." Auch Legros (1898) stellt dies für die rechte Seite fest, während links die Bildung des Mundmuskels eine frühere Trennung bedingt. Die Verhältnisse bei *Amphioxides* lassen uns nun diese Besonderheiten noch klarer erkennen. Wir haben vor allem gesehen, daß zeitlebens bei diesem Acranier das sog. erste Somit in offener Kommunikation mit der Leibeshöhle, steht und zwar rechts durch eine weite Oeffnung, links im Zusammenhang mit der Lage des Präoralorgans durch einen engen Kanal. Wir haben weiterhin gesehen, daß die sog. lymphatischen Kanäle der Schnauze, also dorsale und ventrale Rostralkanäle, wie auch die vordere Fortsetzung der Flossenkästchen in offener Kommunikation mit diesem 1. Myotom stehen, und daß dieses Myotom auch an seiner medialen Wand besondere Divertikel besitzt, kurz daß es die Fähigkeit hat, alle möglichen Nebenräume zu bilden, was ein gewöhnliches Myotom nicht kann. Alle diese Punkte besagen also zweifellos, daß dieses Somitmyotom etwas Besonderes ist.

Welcher Art ist nun diese Besonderheit? Ist sie ohne prinzipielle Bedeutung und nur durch die Beziehungen zum Rostrum gegeben, deutet sie auf eine Zusammensetzung dieses Myotoms aus zwei solchen hin, oder muß eine dritte, neue Beziehung gefunden werden? Ich glaube, daß durch den Bau des *Amphioxides valdiviae* diese neue Lösung gegeben wird, die sowohl für den Vergleich mit den Cranioten wie für das Verständnis der vordersten Nerven der Acranier neue Gesichtspunkte eröffnet. Man erinnere sich an die oben gegebene Darstellung des Kiemenapparates von *A. valdiviae.* Es erwies sich da als für diese Form besonders charakte-

ristisch, daß die Zahl der Kiemenbogen nicht genau mit der Zahl der Myotome übereinstimmte, wie bei den beiden anderen Arten, sondern 4—7 mehr betrug. Es konnte nun besonders auch durch Heranziehen der segmentalen Verlötungsstellen des Darmes mit der Körperwand mit Sicherheit festgestellt werden, daß jedem Muskelsegment auch bei dieser Form ein Kiemenbogen angehört, daß also die überzähligen Kiemenbogen vor dem 1. gut ausgebildeten Muskelsegment lagen. Die oft wiederholten Zählungen an sämtlichen wohlerhaltenen Exemplaren dieser Art geben diesem Resultat die größtmögliche Sicherheit. Da nun in so überaus regelmäßiger Weise an sämtlichen 3 Arten festgestellt ist, daß eine völlige Eumetamerie des Kiemenapparates herrscht, daß also zu jedem Körpersegment ein Kiemenbogen gehört, so folgt daraus konsequenterweise, daß zu den überzähligen vorderen Kiemenbogen vor dem 1. Muskelsegment eine entsprechende Anzahl von Myotomen vorhanden sein oder vorhanden gewesen sein muß. Vor dem 1. Muskelsegment haben wir aber in offener Verbindung mit diesem die seitlichen Rostralhöhlen, haben ferner die Thatsache, daß diese Gebilde zweifellos etwas anderes darstellen als ein gewöhnliches Myotom, daß sie durch die ständige Verbindung mit dem Splanchnocöl noch einen gewissen indifferenten Charakter zeigen. Es folgt somit mit zwingender Notwendigkeit, daß in dem sogenannten 1. Myotom mit seinen rostralen Fortsätzen eine größere Anzahl von Myotomen enthalten sind, von denen nur das hinterste typische Ausbildung erlangt hat, also 5—8 Myotome. Ebenso muß natürlich der Splanchnocölanteil zum 1. erhaltenen Myotom (samt dem in es einmündenden Verbindungskanal) ebensoviele Splanchnocölteile enthalten. Man kann nun fragen: Wie kommt es, daß gerade bei *A. valdiviae* das ventrale Mesoderm die Fähigkeit behalten hat, seine ursprüngliche Segmentierung noch zum Ausdruck zu bringen? Der Vergleich mit den beiden anderen Formen giebt ohne weiteres die Antwort darauf. Wir haben gesehen, daß bei *A. valdiviae* infolge der bedeutenden Ausdehnung des Mundschlitzes die ventralen Muskelsegmentteile sehr stark nach hinten gedrängt wurden, mit ihnen natürlich auch die betreffenden, ihnen durch Verwachsung verbundenen Darmteile. Bei gleicher Lage des vorderen Darmendes und des Vorderendes der Leibeshöhle nimmt jetzt der zum 1. ausgebildeten Myotom gehörige Splanchnocölteil eine bedeutende Ausdehnung an. Nun haben wir die allerdings unerklärte Thatsache, daß in jedem, einem Segment entsprechenden Abschnitt der allgemeinen Leibeshöhle der Darm die Fähigkeit hat, einen Kiemenbogen zu bilden, wobei sich auch die Leibeshöhle durch Bildung der visceralen Muskulatur beteiligt. Mit dem durch die Verschiebung gegebenen Platz tritt auch hier im Splanchnocölteil des 1. sogenannten Myotoms diese Fähigkeit wieder ein, und es werden die überzähligen Kiemenbogen und -spalten gebildet. Wie dies vorzustellen ist, habe ich in den Schemata Textfig. H und J klarzumachen versucht. Sie stellen das Vorderende von *A. pelagicus* (H) und *A. valdiviae* (J) dar. Die Segmentanteile der lateralen Rostralhöhlen sind mit der Maximalzahl 7 eingetragen. Die Grenze des Splanchnocöls ist gestrichelt, die angenommenen Segmentgrenzen punktiert, die Kiemenbogen schraffiert. *I* = ventrale Rostralhöhle, *II—VIII* die lateralen Rostralhöhlen, *IX* das sogenannte 1. Myotom. Wir kommen somit zu der Anschauung, daß das sogenannte 1. Somit des *Amphioxus* kein gewöhnliches Somit ist, sondern ein Komplex von solchen. Der Zustand

der Acranier muß aber hierin schon sehr weit vom Ausgangspunkt entfernt sein, da die ehemalige Segmentierung nur aus der abweichenden Natur dieses Gebildes erschlossen werden kann und nur in dem besonderen Fall des *A. valdiviae* in ihrer Rückwirkung auf die Branchiomerie deutlicher in Erscheinung tritt. Der Grund zu dieser Umwandlung ist aber in der Bildung des Rostrums zu suchen, die den ersten Beginn einer Kopfbildung darstellt. Doch wollen wir noch nicht den späteren vergleichenden Erörterungen vorgreifen.

Vor diesem sogenannten 1. Somit liegt nun ein weiteres Gebilde, das für eine Betrachtung der Kopfsegmentierung von Bedeutung ist, das ist **die ventrale Rostralhöhle** mit dem Präoralorgan. Leider herrscht über deren Entwickelung beim *Amphioxus* keine völlige Klarheit. Nach Hatschek (1881) entstehen beim Embryo mit 7 Ursegmenten vor der Ursegmentregion am Entoderm 2 dorsale Falten, die an die Mesodermfalten der Rumpfregion erinnern und sich schließlich zu 2 symmetrischen Blindsäcken am Vorderende des Darmkanals auswachsen. Bereits

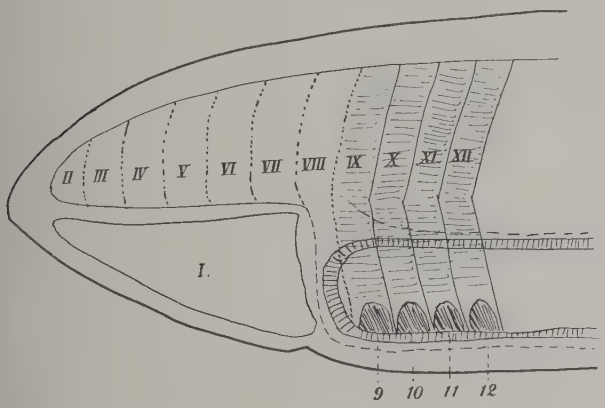


Fig. H.

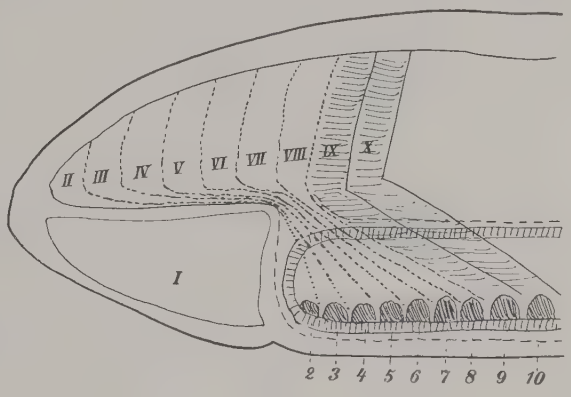


Fig. J.

im Stadium mit 9—11 Ursegmenten beginnen sie eine asymmetrische Gestaltung anzunehmen. „Sie schnüren sich beide vom Darm vollkommen ab, der sich dann aus dem vorderen Körperende ganz zurückzieht. Das rechtsseitige Säckchen dehnt sich bedeutend aus, und die Zellen desselben werden endothelartig abgeplattet. Dieses dünnwandige Säckchen umschließt dann einen großen dreieckigen, das vordere Körperende ventralwärts der Chorda einnehmenden Hohlraum. Das linksseitige Säckchen bleibt rundlich und dickwandig; es ist von hohen Cylinderzellen zusammengesetzt. Während das rechtsseitige Säckchen mehr nach vorn sich verschiebt, bleibt das linksseitige am Hinterende des Kopffortsatzes, etwas weiter hinten als die Gehirnanschwellung des Medullarrohres, liegen. Zu Anfang des Larvenlebens bricht dieses Säckchen, das sich an der inneren Fläche mit Flimmerhaaren bedeckt, an der linken Körperseite mit einer kleinen Oeffnung nach außen durch. . . .“ (Diese Beobachtungen, die weiterhin noch eingehender geschildert werden, wurden sowohl am lebenden Objekt wie am Totalpräparat und Schnitten festgelegt.) Das Endresultat ist, daß das linke Säckchen zu dem während des Larvallebens funktionierenden Präoralorgan wird, während das rechte die Ventralseite des Rostrums als ventrale Rostralhöhle einnimmt. Hatschek beschreibt diese Entwickelungsvorgänge so klar, und seine Abbildungen dazu illustrieren diesen merkwürdigen Vorgang so vorzüglich, daß man erstaunt ist, dem von Legros (1897) in allen Punkten widersprochen zu sehen. Nach diesem Forscher hat nämlich

das linke Entodermsäckchen HATSCHEK's gar keine Existenzberechtigung. Das nach HATSCHEK aus diesem entstehende Präoralorgan hat vielmehr einen rein ektodermalen Ursprung, entsteht durch eine Einstülpung der Körperwand, deren Lumen von Anfang an mit der Außenwelt kommuniziert. Die Rostralhöhle, also HATSCHEK's rechtes Entodermbläschen, entsteht dagegen aus dem vordersten Ende des Urdarmes, von dem es sich als unpaare Bildung abschnürt. Eine ursprünglich unpaare Anlage der vorderen Entodermsäckchen, die sich nachher erst in die beiden Stücke teile, gab auch MAC BRIDE (1898) an, dagegen wendet er sich (1900) gegen die Darstellung von LEGROS zu Gunsten der HATSCHEK'schen Schilderung und nimmt an, daß LEGROS niemals die betreffenden jüngsten Stadien zu Gesicht bekommen habe. Wo liegt nun hier die Wahrheit? Ich stimme mit KOLTZOFF (1902) völlig überein, der bei Schilderung dieser Widersprüche bemerkt, daß HATSCHEK's Darstellung unbedingt den Vorzug verdient, daß andererseits aber auch die Bilder von LEGROS so deutlich sind, daß irgend etwas dahinter stecken muß. Wir müssen eine definitive Entscheidung also weiteren Untersuchungen überlassen. Für uns kommt es hier vor allem auf die Deutung der ventralen Rostralhöhle an. Ist sie unpaaren Charakters, so wird die betreffende Deutung uneingeschränkt gültig sein; ist sie der rechtsseitige Partner zu dem Präoralorgan, so sind entsprechende Einschränkungen zu machen, die für die Bedeutung der Rostralhöhle unwesentlich sind und nur für die Homologisierung des Präoralorgans in Betracht kommen.

HATSCHEK betrachtete seine vorderen Entodermsäckchen als rudimentäre Kiemensäcke, fand aber damit wenig Anklang. Die Mehrzahl der Autoren betrachten sie vielmehr als echte mesodermale Gebilde; sie differieren allerdings darin, ob man in ihnen ein Paar echter Somiten sehen muß, oder mesodermale Gebilde besonderer Art oder Somiten inklusive eines Visceralsackes. Eine ausführliche Diskussion dieser Frage findet man bei KOLTZOFF (1902), dessen Schlußfolgerung ich mich mit einer weiter unten zu machenden Einschränkung anschließen möchte, „daß die Kopfhöhlen des *Amphioxus* paarige Mesodermsegmente, d. h. Somite sind, welche bei dieser Form eine zum Teil regressive, zum Teil vielleicht anpaßliche Modifikation erlitten haben". Die Befunde bei *Amphioxides* geben dieser Auffassung eine neue Stütze. Denn wir haben gesehen, daß hier die Wand der ventralen Rostralhöhle den Schließmuskel des Präoralorgans bildet, der genau wie ein echter Visceralmuskel, z. B. der Mundmuskel, gebaut ist und auch von einem visceralen Nerven innerviert wird. Wir können daraus mit Sicherheit schließen, daß wenigstens die Seitenplattenteile eines Segments in der Rostralhöhle enthalten sind. Ursprünglich dürfte wohl ein echtes Segment vorgelegen haben, das seinen Charakter aber bereits bei den Acraniern so weit modifiziert hat, daß es als Gebilde eigener Art erscheint. (Ob es einem rechten Segment oder einem verschmolzenen Segmentpaar entspricht, hängt davon ab, ob die Darstellung von HATSCHEK oder die von LEGROS sich als richtig erweist.) Als Schluß unserer Betrachtungen über das Kopfmesoderm der Acranier können wir also aufstellen:

1) Vor dem ersten typisch ausgebildeten Muskelsegment, d. i. das gewöhnlich als 2. gezählte, findet sich ein Segment, das sich durch die sogenannten rostralen Fortsätze, die offene Verbindung mit der Leibeshöhle und die Fähigkeit, lymphatische Kanäle zu bilden, auszeichnet. Dieses gesamte Gebilde entspricht einer Summe von 5—8 verschmolzenen Segmenten,

von denen nur das hinterste seine Myotommuskulatur ausgebildet hat. Da die Verschmelzung sehr weit zurückliegt und entwickelungsgeschichtlich dieses Gebilde schon als Einheit auftritt, so können wir es unter dem Namen „Komplexsegment" allen hinter ihm liegenden Segmenten als etwas Besonderes, bereits bei den Acraniern für das vorderste Körperende Specifisches gegenüberstellen.

2) Vor dem Komplexsegment liegt bei den Acraniern die Rostralhöhle, die den letzten typisch veränderten Rest von (mindestens) einem Ursegment (resp. einer rechtsseitigen Hälfte) darstellt. Auch hier liegt die Segmentherkunft so weit zurück, daß wir dieses „Schnauzenbläschen" ebenfalls als ein besonderes Gebilde der vordersten Körperregion zusammen mit dem Komplexsegment allen anderen Körpersegmenten gegenüberstellen müssen.

Wenn wir die so gewonnenen Erkenntnisse zu den Erfahrungen am Vorderkopfe der Cranioten in Beziehung setzen wollen, müssen wir kurz den Stand dieses Problems skizzieren. Es ist ja bekannt, welche Fülle von Litteratur über diese Frage existiert. Ich verweise deswegen einmal auf die Referate (in Merkel und Bonnet's Ergebnisse), von Kupffer (1892, 1895) und Froriep (1891, 1894), ferner auf die zusammenfassenden Erörterungen von Gegenbaur (1887) und Rabl (1892), auf die eingehende und klare Diskussion des Gesamtproblems von Fürbringer (1897), sowie auf die schöne Darstellung von Koltzoff (1897). Die neueste Litteratur findet man bei Rex (1905) und Dohrn (1904) besprochen. Die embryologische Diskussion, die für uns zunächst nur allein in Betracht kommt, dreht sich einmal um die Frage, ob die mesodermalen Gebilde im Vorderkopfe der Cranioten, die vor allem den Augenmuskeln den Ursprung geben, als Ursegmente aufzufassen sind oder nicht. In letzterem Falle bestehen dann noch Differenzen über die Zahl und Einheitlichkeit dieser Segmente, sowie die Beteiligung ventraler und dorsaler Teile bei ihrem Aufbau. Jede Beziehung zu Ursegmenten leugnen vor allem Rabl und Froriep, welch letzterer kürzlich seine Anschauung näher formulierte (1902), denen sich dann auch Rex (1905) auf Grund seiner Untersuchungen an Vögeln anschließt; sie sind überzeugt, daß die Höhlenbildungen im embryonalen Vorderkopf Dinge sui generis sind. Dem steht die von Van Wijhe (1882) begründete und mit vielem Scharfsinn durchgeführte Ansicht gegenüber, daß im Vorderkopf 3 deutliche Segmente nachzuweisen sind. Das 1. ist die Prämandibularhöhle, ein bei allen Selachiern und auch bei Cyclostomen nachgewiesenes Höhlenpaar. Es nimmt seine Entstehung aus dem Entoderm nach Art eines Urwirbels von *Amphioxus,* was Kupffer zu der von Koltzoff definitiv widerlegten Annahme führte, es handle sich um Visceralsäcke. Aus der Wand dieser Prämandibularhöhle entwickelt sich nach den übereinstimmenden Angaben aller Forscher die gesamte vom Oculomotorius innervierte Augenmuskulatur. Dahinter folgt bei Selachier- und Cyclostomenembryonen ein meist sehr geräumiges Höhlenpaar, die Mandibularhöhle. Diese trennt sich in einen dorsalen und ventralen Teil, ersterer giebt dem M. obliquus superior seine Entstehung, letzterer den visceralen Elementen des Kieferbogens. Das 3. Bläschen endlich liefert dorsal den M. rectus externus, ventral den Hyoidschlauch. Es folgt also daraus, daß die Oculomotoriusmuskulatur, der Obliquus superior und der Rectus externus je einem Rumpfmuskelsegment gleichzusetzen sind, ihre Nerven segmentalen Vorderhornnerven. Diese

Darstellung VAN WIJHE's fand viele Anhänger und Bestätigung an den verschiedensten Objekten. Genau die gleichen Ergebnisse gewann vor allem KOLTZOFF (1902) am *Petromyzon*-Kopf, dessen Segmentierung besonders klar und einfach zu sein scheint. Dagegen kam man verschiedentlich zu differenten Anschauungen in Bezug auf die Zugehörigkeit zum ventralen oder dorsalen Mesoderm. So schloß SEWERTZOFF (1898) aus seinen Untersuchungen an Rochen, daß die Mandibularhöhle ausschließlich viscerales Mesoderm darstellt, somit also auch der M. obliquus superior ein visceraler Muskel sei. Ebenso hält SEWERTZOFF, allerdings mit großer Reserve, auch die Prämandibularhöhle für viscerales Mesoderm. Zu allen diesen Forschern (ich nenne noch PLATT 1891, HOFFMANN 1899, NEAL 1898) steht nun DOHRN in striktem Gegensatz, der besonders in seiner neuesten Veröffentlichung (1904) scharf präcisiert ist. DOHRN sieht nämlich sowohl in der Prämandibularhöhle wie in der Mandibularhöhle eine Vielheit von Segmenten, und zwar im ganzen 7. Er sieht zunächst an der Mandibularhöhle Einschnitte, die er für die Reste von Segmentgrenzen hält. Sodann stellt er fest, daß der ganze vordere Teil des M. rectus externus, der nach VAN WIJHE's Schema zum 3. Somit gehört, aus der Innenwand der Mandibularhöhle entsteht. Der M. obliquus superior entsteht dagegen gar nicht nach Art eines somitalen Muskels, sondern aus einem flügelartigen vorderen Zipfel der Mandibularhöhle. DOHRN scheut daher nicht vor dem scheinbaren Paradox zurück, ihn als einen dorsalen Visceralmuskel anzusehen. Auch in der Prämandibularhöhle sieht DOHRN mehrere Segmente und neigt der Ansicht zu, daß sie wesentlich viscerales Mesoderm darstelle. Schließlich sei der Vollständigkeit halber noch die PLATT'sche anterior head cavity erwähnt, die aber nur bei einigen Selachiern nachzuweisen ist und die von VAN WIJHE als viscerales Mesoderm zur Prämandibularhöhle angesehen wird.

Es liegt auf der Hand, daß man diese Kopfhöhlen der Cranioten mit den Bildungen am Vorderende des *Amphioxus* verglichen hat, und zwar wurde dies vor allem von NEAL (1898), KOLTZOFF (1902) und VAN WIJHE (1902) durchgeführt. Wegen des Details dieser Vergleichung verweise ich auf die vorzügliche Darstellung von KOLTZOFF, der ich mich insoweit völlig anschließe, als er die „vorderen Endodermsäckchen" (event. nur das rechte) des *Amphioxus* für das Homologon der prämandibularen Höhle, das die seitlichen Rostralhöhlen entsendende 1. Muskelsegment für der Mandibularhöhle homolog erklärt. Die Uebereinstimmungen sind so große und zahlreiche, daß ich die Homologisierung für denkbar sicher ansehe und glaube, daß wir hierin die sichere Grundlage für den Vergleich von Acraniern und Cranioten haben. Beide hält allerdings KOLTZOFF für je einem Segment homolog und die seitlichen Rostralfortsätze des 2. Myotoms nur für eine unwesentliche Besonderheit. Ich habe oben auseinandergesetzt, daß die Betrachtung des *Amphioxides* mich speciell für das 1. wohlausgebildete Myotom mit seinen Adnexen zu einer anderen Auffassung geführt hat, nämlich daß hier ein Komplexmyotom vorliegt; und ich glaube, daß diese Auffassung auch auf die Verhältnisse der Cranioten übertragen werden muß und hier geeignet ist, zwischen den gegensätzlichen Ueberzeugungen zu vermitteln. Denn sie stimmt einerseits mit den Angaben über die einheitliche Entstehung dieser Höhlen überein, andererseits steht sie in Harmonie mit DOHRN's Befunden, daß mindestens 4 Urwirbel in dieser Höhle enthalten seien. Wenn wir aber die Cranioten von *Amphioxides*-artigen Acraniern ableiten, so ist die oft erörterte Blasenform der Mandibularhöhle nicht mehr merkwürdig. Die Verhältnisse der Cranioten gehen dann eben auf die bereits stark durch die Bildung des Rostrums beeinflußten Verhältnisse der Acranier zurück, und die ehemalige Segmentverschmelzung ist noch viel undeut-

licher erhalten. Wir verstehen dann auch die Besonderheit des M. obliquus superior, von dem nicht auszumachen ist, ob er dorsaler oder visceraler Natur ist. Der Flügel des Mandibularbläschens, in dem er entsteht, entspricht dem vorderen Teil der lateralen Rostralhöhlen. Wenn diese auch ursprünglich somitaler Natur sind, so ist dieser Charakter bereits bei der Degeneration zu den Rostralhöhlen verschwunden. Ein sich nunmehr von diesen aus bildender Muskel — hervorgerufen durch den Neuerwerb der Augenblasen — ist jetzt kein somitaler und kein visceraler Muskel mehr, er ist eine Bildung besonderer Art eines sekundär indifferent gewordenen Mutterbodens. In diesem Sinne behalten also bei unserer Auffassung auch jene Forscher recht, die die Vorderkopfsomiten — ich spreche allerdings nur von den ersten zwei — als Bildungen besonderer Art, nicht vergleichbar den Rumpfsomiten, darstellen. Vergleichbar wäre solchen nur der hinterste bei den Acraniern als 1. Körpersegment erhaltene Teil, der dann für die Bildung des vorderen Teiles des M. rectus externus in Betracht käme. Was die Prämandibularhöhle anbetrifft, so sind sichere Schlüsse schwer zu ziehen wegen der Unsicherheit über die Bildung des Schnauzenbläschens der Acranier. Der Befund einer typisch-visceralen Muskulatur bei *Amphioxides* läßt uns aber zu Dohrn's Ansicht hinneigen, daß die Oculomotoriusmuskulatur visceralen Ursprunges ist. Welche Bedeutung die die beiden Prämandibularhöhlen verbindende Brücke und andere Details dieser Höhlen haben (s. Dohrn 1904), kann nicht erörtert werden, bevor die Verhältnisse der Acranier geklärt sind. Zweifellos erscheint mir, daß bei dieser zukünftigen Diskussion das sog. Hatschek'sche Nephridium eine große Rolle spielen wird.

Die Vergleichung der Vorderkopfsegmente von Acraniern und Cranioten führt uns also zu den Schlüssen:

1) Die Prämandibularhöhle der Cranioten entspricht dem Schnauzenbläschen der Acranier, die Mandibularhöhle der ersteren dem sogenannten 1. Segment der Acranier samt den rostralen Fortsätzen.

2) In der letzteren der beiden Höhlen der Acranier und auch der Cranioten sind 5—8 Segmente enthalten, die erstere stellt wenigstens ein Segment dar.

3) Die Zustände der Cranioten leiten sich von den bereits stark modifizierten der Acranier resp. *Amphioxides* ab. Die vordersten Kopfhöhlen sind also, wenn auch in letzter Instanz auf Segmente zurückzuführen, doch anderer Natur als gewöhnliche Segmente, waren es auch bereits, als sie in den Dienst der Augenbewegung traten.

4) Die aus dem Schnauzenbläschen (Prämandibularhöhle) hervorgehende Oculomotoriusmuskulatur ist wahrscheinlich visceraler Natur; der aus einem Teil des Komplexsomites (Mandibularhöhle) hervorgehende Obliquus superior eine Bildung besonderer indifferenter Natur, der Rectus externus somital und aus mindestens 2 Somiten hervorgegangen.

Konnten wir so durch den Vergleich wenigstens für den Vorderkopf zu einigermaßen gut begründeten Vorstellungen gelangen, so versagt er völlig bei Betrachtung der folgenden Kopfsegmente. Bekanntlich hat die vergleichende Anatomie und Embryologie der Cranioten hier noch keinerlei Einigung erzielen können, nicht einmal sichere Grundlagen. Und die Organisation des *Amphioxides* ist fast geeignet, noch mehr Verwirrung anzurichten, denn das Vorhandensein von bis zu 35 gleichartigen Branchiomeren läßt der Spekulation über ihre Verwendung zum

Aufbau des Craniotenkopfes freien Spielraum. Ich persönlich halte angesichts des Kiemenbaues von *Amphioxides* die vielen Segmentverschmelzungen wenigstens für das viscerale Mesoderm für nicht wahrscheinlich, möchte lieber annehmen, daß, wenn der zum 1. Acraniermuskelsegment gehörige Kiemenbogen den Mandibularbogen darstellt, die folgenden Bogen der Cranioten Stück für Stück den folgenden des *Amphioxides* entsprechen. Doch ist es unfruchtbar, jetzt schon darüber weiter zu spekulieren. Das Gleiche gilt für den naheliegenden Vergleich der vorderen überzähligen Kiemenbogen des *A. valdiviae* mit Labialknorpeln. Um - darüber ins klare zu kommen, müssen wir erst wissen, wie der Craniotenmund mit dem der Acranier zusammenhängt. Ich bezweifle nicht, daß dies ganz unabhängige Bildungen sind, und halte besonders LEGROS' (1898) Darlegungen, soweit sie die Beziehungen des Präoralorgans der Acranier zu Mund und Hypophysis der Cranioten betreffen, für sehr zukunftsreich. Doch, wie gesagt, sind Spekulationen hierüber vorderhand nichts als solche.

Schließlich müssen wir noch kurz zusehen, wie sich die „**Kopfnerven**" der Acranier mit unseren hier skizzierten Vorstellungen vereinigen. Als Kopfnerven bezeichnet man ja hier die beiden vordersten Nervenpaare, die bei vorwiegend dorsaler Lagerung der ventralen Wurzeln entbehren. Man hat sie in der verschiedensten Weise mit den Nerven der Cranioten zu homologisieren gesucht. Wegen der meist auf sehr schwachen Füßen stehenden Vergleiche verweise ich auf die mühevolle Zusammenstellung, die FÜRBRINGER (1897) gegeben hat. Ein Wert kommt diesen Vergleichen erst mit dem Augenblick zu, da sie auf einem Vergleich der Kopfhöhlen mit den Embryonalverhältnissen der Cranioten beruhen. VAN WIJHE (1899, 1902) kommt so zu dem Schluß, daß der vorderste Nerv des *Amphioxus* dem N. apicis, der 2. dem N. ophthalmicus profundus trigemini, der 3. dem Rest des Trigeminus gleichzusetzen ist. Als 3. wird dabei ein gewöhnlich als hintere Portion des 2. bezeichneter Nerv aufgefaßt, der fast völlig von letzterem getrennt wurzelt und vor allem einen R. visceralis besitzt, der bei *Amphioxus* in den Mundplexus eingeht. Diese letztere Thatsache ist von HATSCHEK (1892) festgestellt, der sich selbst eines Vergleiches der beiden resp. 3 Nervenpaare enthält. Er nimmt nur an, daß diese beiden vorderen Nerven seinem 1. Myotom angehören, d. h. dem rostralen Fortsatz des 1. ausgebildeten, von ihm als 2. bezeichneten Myotoms. Und zwar faßt er den 1. Nerven jederseits als einen N. lateralis, vielleicht als vereinigten N. lateralis dorsalis und ventralis auf, vom 2. Nerven die vordere Portion als N. lateralis dorsalis und ventralis, während die zweite Portion 2 Cutanei dorsales, einen Cutaneus ventralis und einen N. visceralis enthält.

Unsere oben gegebene Darstellung der Segmentierung des Vorderendes von *Amphioxides* zwingt uns zu einer anderen Auffassung dieser Nerven. Ausschlaggebend ist einmal der Nachweis, daß der viscerale Muskel des 1. Segmentes (also der vorderen Entodermsäckchen HATSCHEK's, die dem sog. prämandibularen Somiten der Cranioten homolog sind) von dem R. visceralis der sog. hinteren Portion des 2. Nerven innerviert wird, ferner der Nachweis der Komplexität des durch das 1. Muskelsegment mit seinen rostralen Fortsätzen dargestellten sog. Komplexsegmentes = Mandibularhöhle. An diesem verbreitet sich die gesamte sog. vordere Portion des 2. Nerven, und ferner gehört ihm das 1. normale Spinalnervenpaar an. Daß dieses einen typischen segmentalen Nerven darstellt, ebenso wie das hinterste wohlausgebildete Segment des Komplexsegmentes ein echtes Myotom repräsentiert, unterliegt keinem Zweifel. An dem Rest des Komplexsegmentes, also den lateralen Rostralhöhlen verzweigt sich nun die vordere Portion des 2. Nerven. Diese

muß resp. kann demnach so viel segmentale Bestandteile in sich haben, als Segmente hier enthalten sind, also bis 7. Mit dem Fehlen der Muskulatur fehlen hier ja ventrale Nerven, aber der als Einheit erscheinende mächtige dorsale Nerv läßt, scheint mir, deutlich seine multiple Beschaffenheit erkennen. Ein Blick auf Fig. 10 zeigt, wie von diesem Nerven in regelmäßigen Abständen ein dorsaler und ein ventraler Ast entspringen, von denen jeder die Eigenheiten eines Cutaneus dorsalis und ventralis aufweist. Ich stehe denn auch nicht an, in jedem dieser Nervenstämme, die teils stärker, teils schwächer ausgebildet sind, den Repräsentanten eines R. cutaneus eines segmentalen Nerven zu sehen. Ich komme damit zu einer Auffassung dieses Nerven, die der von Quatrefages (1845) ähnlich ist, der ihn als Spinalnerv 2—5 beschrieb. Ist meine Auffassung richtig, so müssen natürlich bei *A. valdiviae* zu diesem Nerven Rr. viscerales vorhanden sein, die die vorderen überzähligen Kiemenbogen versorgen. Leider vermochte ich aber die Innervierung der Kiemenmuskulatur überhaupt nicht festzustellen. Die Verschmelzung dieser dorsalen Nerven kann man sich durch die stark nach vorn gerichteten Rr. laterales vermittelt denken.

Damit sind wir aber auch im stande, diesen Nerven mit einem Kopfnerven der Cranioten zu vergleichen. Eines der wenigen feststehenden Fakten auf unserem Gebiete ist die seit Gegenbaur's (1871, 1872) klassischer Darstellung angenommene Duplicität des Trigeminus. Koltzoff sagt: „So scheint es mir, daß wir keine hypothetische Ansicht äußern, sondern ein Faktum konstatieren, wenn wir sagen, daß der Trigeminus I bei den Vertebraten ein segmentaler Nerv des 1. intersomitalen Zwischenraumes, der Trigeminus II aber ein segmentaler Nerv des 2. intersomitalen Zwischenraumes ist." Das, was hier als 2. Somit bezeichnet wird, ist die Mandibularhöhle = Komplexsegment, folglich ist der sog. 2. Nerv der Acranier (nur die vordere Portion) gleich dem Trigeminus I, der somit ein komplexer Nerv ist, aber bereits bei den Acraniern zu einer Einheit verschmolzen. Der 1. dorsale echte Spinalnerv der Acranier aber, der hinter dem 1. Muskelsegment entspringt, ist der Trigeminus II, der auch bei den Cranioten ja durch den Besitz des visceralen Astes sich mehr als typischer Spinalnerv erweist wie der Trigeminus I. In den Bereich des Komplexsegmentes gehört nun bei den Cranioten, wie oben besprochen wurde, auch der N. trochlearis, dessen Muskel wohl aus Homologen der Rostralfortsätze entsteht, und wahrscheinlich auch ein Teil des Abducens. Für letzteren werden wir wohl ohne weiteres den 1. ventralen Spinalnerven, also den Partner des Trigeminus II in Anspruch nehmen dürfen. Ihn zu vervollständigen, träte dann bei den Cranioten das nächste Muskelsegment (das sog. 3. Somit) mit seinem ventralen Nerven hinzu. Für den Trochlearis liegt aber die Sache schwieriger. Eine Diskussion ist jedoch unfruchtbar, solange seine Natur bei den Cranioten noch nicht ausgemacht ist. Ich verweise nur auf das oben über die besondere Stellung des M. obliquus sup. Gesagte.

Wir kämen damit zu der sog. hinteren Portion des 2. Acraniernerven, die bei *Amphioxides* mit ihrem Ramus visceralis den Muskel des Präoralorgans innerviert. Wir haben oben nachzuweisen gesucht, daß die ventrale Rostralhöhle, der dieser Muskel entstammt, einem vordersten, wenn auch besondersartigen Segment entspricht, das in der Prämandibularhöhle der Cranioten wiederkehrt (Schnauzenbläschen). Es kann somit auch keinem Zweifel unterliegen, daß der zugehörige dorsale Nerv den 1. dorsalen Nerven repräsentiert. Seine Lage hinter der sog. vorderen Portion ist nur scheinbar, durch seinen mehr nach abwärts gerichteten Verlauf bedingt. Die sog. zweite Portion des 2. Nerven der Acranier ist also wirklich ein besonderer Segmentalnerv, der morphologisch vor die erste Portion zu legen ist. Man kann nun der Thatsache, daß sein

visceraler Ast den Muskel des Schnauzenbläschens innerviert, eine hohe Bedeutung zuerkennen. Aus dem Schnauzenbläschen entwickelt sich ja bei den Cranioten die Oculomotoriusmuskulatur. Wenn auch die meisten Forscher diesen Augenmuskelnerven als einen ventralen ansehen, so fehlt es ja auch nicht an entgegengesetzten Stimmen, und wir haben oben gesehen, daß erst kürzlich DOHRN die Oculomotoriusmuskulatur für visceralen Ursprunges erklärte. Dazu möchten die hier beigebrachten Thatsachen gut passen, und unser Nerv wäre direkt als Oculomotorius anzusprechen. Doch wage ich dies zunächst nur mit größter Reserve.

Es bleibt uns nunmehr nur noch der vorderste Nerv der Acranier übrig. Dieser unterscheidet sich ja von dem folgenden ganz bedeutend durch sein Verbreitungsgebiet in der vordersten Schnauzenspitze vor den Rostralhöhlen, wie auch durch seinen Abgang vom Gehirn. Trotzdem alle Abbildungen in der Litteratur zeigen, daß dieses Nervenpaar eine direkte Fortsetzung des ventralen Vorderendes des Gehirns ist, das sich geradezu in diese beiden Nerven auszieht, wird auf diese Merkwürdigkeit gar kein Wert gelegt, der Nerv vielmehr bald als ventraler, bald als gemischter, bald als dorsaler Spinalnerv aufgefaßt. Eine Ausnahme davon machen nur OWEN (1866), der ihn als N. olfactorius bezeichnet, und v. KUPFFER (1893), der in ihm einen sensiblen ventralen, einer besonderen Kategorie angehörigen Nerven erblickt[1]). Ich glaube, daß diese beiden Autoren das Richtige getroffen haben, daß der Nerv dem Olfactorius gleichzusetzen ist, der ein den Spinalnerven nicht homologisierbares Gebilde darstellt. Es bestärkt mich in dieser Ansicht außer dem Ursprung und dem Verlauf der oben erwähnte Nachweis einer feinen Fortsetzung des Ventrikels in den breiten Ursprung dieses Nerven bei *Amphioxides*. Es steht dem auch nichts entgegen als das alte Dogma, daß die aus dem Neuroporus entstandene KÖLLIKER'sche Grube der Acranier das primitive unpaare Geruchsorgan darstelle. Neuerdings neigt man allerdings der Ansicht zu, daß die Unpaarheit kein primitives Merkmal sei (s. PETER 1902), daß ferner der Ursprung des Geruchsorgans entsprechend den entwickelungsgeschichtlichen Daten im Zusammenhang mit dem Munde und der Hypophyse zu suchen sei (s. DOHRN, LEGROS 1897). Aber auch für letzteres Organ hat man ja den Neuroporus in Anspruch genommen, vor allem im Vergleich mit den Ascidien (seit GÖTTE 1875). Den geringsten Anklang hat wohl die von SCHNEIDER (1879) und KRAUSE (1888) vertretene Ansicht gefunden, daß im vorderen Neuroporus ein Homologon des Recessus pinealis zu sehen sei. Eine Zeitlang wurde diese Idee lebhaft von VAN WIJHE (1884) vertreten, der auch entwickelungsgeschichtliche Daten über das Zusammenfallen von Neuroporus und Epiphyse bei Cranioten brachte. Später hat aber derselbe Forscher (1886) diese Idee wieder bekämpft. Ich muß sagen, daß sie mir trotzdem die bestbegründete Ansicht zu sein scheint, und möchte zu ihrer Stütze auf den Befund bei *Amphioxides* hinweisen, wo eine Pigmentstraße den sogenannten vorderen Augenfleck mit der KÖLLIKER'schen Grube verbindet, zwischen deren Sinneszellen sich ebenfalls Pigment findet. Wir können uns somit in der ganzen Einrichtung den primitivsten Zustand des Pinealorgans vorstellen.

Zum Schluß seien die ganzen hier vertretenen Vorstellungen über die Segmentierung des Vorderendes der Acranier noch einmal in einem Schema zusammengestellt, das sich auf *Amphioxides valdiviae* bezieht (Fig. K). Die gestrichelten Linien sind die Grenzen der Myotome und Rostralhöhlen. Ihre segmentalen Anteile sind durch punktierte arabische Ziffern wiedergegeben,

1) Nach FÜRBRINGER (1897) citiert.

bei den Muskelsegmenten mit zugesetztem *so*. Die Nerven sind schwarz eingezeichnet und nach ihrer segmentalen Zugehörigkeit mit römischen Ziffern bezeichnet. Ein zugesetztes *c.d.* bedeutet cutaneus dorsalis, *c.v.* cutaneus ventralis, *l* lateralis, *v* visceralis, *vent* ventraler Spinalnerv, ein *(h)*

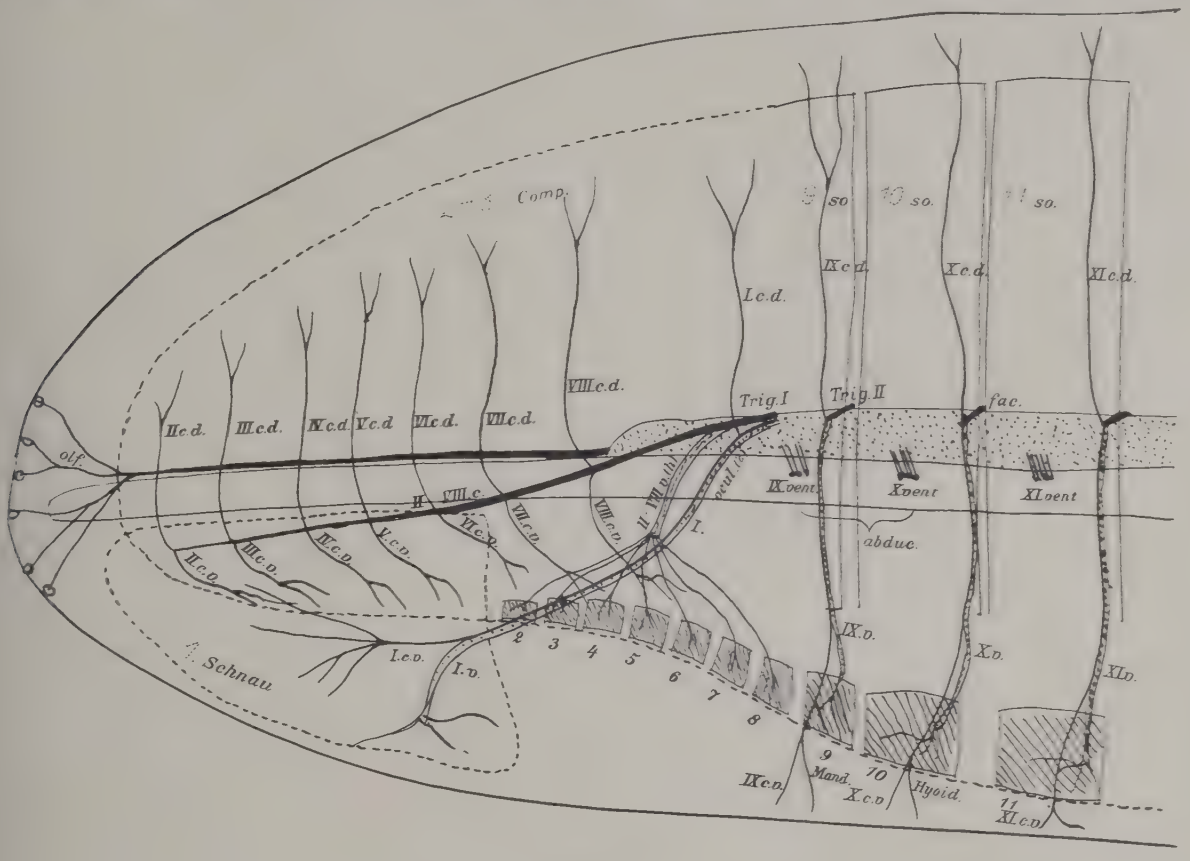


Fig. K.

nicht beobachteter hypothetischer Nerv. Kursiv geschrieben sind die Deutungen im Vergleich mit den Cranioten: *olf* Olfactorius, *Trig I, II* Trigeminus I, II, *fac* Facialis, *abd* Abducens, *ocul(?)* Oculomotorius, *mand* Mandibularbogen, *hyoid* Hyoidbogen, *Schnau* Schnauzenbläschen = Prämandibularhöhle, *Comp* Komplexegment = Mandibularhöhle. Mit arabischen Zahlen sind schließlich die zu jedem Segment gehörigen Kiemenbogen bezeichnet. Das Gleiche besagt die Tabelle III (S. 90).

4. Schluss.

Es liegt nahe, zum Schluß die Beziehungen der Acranier zu den Wirbellosen zu erörtern und zuzusehen, ob die durch den Bau des *Amphioxides* gewonnenen Gesichtspunkte auch geeignet sind, dieses schwierige Problem zu fördern. Ich glaube, daß dies in Bezug auf die viel diskutierte Stellung der Enteropneusten in der That der Fall ist. Ich möchte aber mit meinen diesbezüglichen Vorstellungen noch zurückhalten. Daß für die Betrachtung der Stellung der Ascidien

wichtige neue Daten sich ergeben werden, glaube ich nicht. Im allgemeinsten scheint mir nur die Entwickelungstendenz von *Amphioxides* zu *Amphioxus* mit ihren merkwürdigen, durch die Lebensweise hervorgerufenen Anpassungen in gerader Linie zu den Ascidien weiterzuführen, deren Organisation mir nach wie vor durch Degeneration von den Acraniern aus entstanden am verständlichsten erscheint.

Tabelle III.

Segmentzahl	Bezeichnung bei den Acraniern		Bezeichnung bei den Cranioten	Dorsaler Nerv bei den Acraniern	Dorsaler Nerv bei den Cranioten	Ventraler Nerv bei den Acraniern	Ventraler Nerv bei den Cranioten	Dorsales Mesoderm bei den Acraniern	Dorsales Mesoderm bei den Cranioten	Ventrales Mesoderm bei den Acraniern	Ventrales Mesoderm bei den Cranioten
I	Ventrale Rostralhöhle (vordere Entodermbläschen, Schnauzenbläschen) mit oder ohne Präoralorgan		Prämandibularhöhle (+ PLATT'sche Höhle?)	Hintere Portion des 2. dorsalen Nerven	Oculomotorius (?)	—	—	—	—	Muskel des Präoralorgans	Oculomotoriusmuskulatur (?)
II	Laterale Rostralhöhle (rostraler Fortsatz des 1. Segments)	Komplexsegment	Mandibularhöhle	Vordere Portion des 2. dorsalen Nerven	Trigeminus I	—	— (Trochlearis [?])	—	M. obliquus superior	4—7 vordere Kiemenbogen bei *A. valdiviae*	Labialknorpel (?)
III						—	—	—			
IV						—	—	—			
V						—	—	—			
VI						—	—	—			
VII						—	—	—			
VIII						—	—	—			
IX	1. Muskelsegment mit Splanchnocöl			3. dorsaler Nerv	Trigeminus II	1. ventrale Wurzel	N. abducens	1. Muskelsegment	M. rectus externus	5.—8. Kiemenbogen von *A. valdiviae*, 1. der anderen Acranier	Mandibularbogen
X	2. Muskelsegment mit Splanchnocöl		3. Kopfsomit VAN WIJHE's	4. dorsaler Nerv	Facialis	2. ventrale Wurzel		2. Muskelsegment		6.—9. Kiemenbogen von *A. valdiviae*, 2. der anderen Acranier	Hyoidbogen

5. Litteraturverzeichnis.

AHLBORN, F. (1884), Ueber die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. XL.

ANDREWS, E. A. (1893), An undescribed Acraniate, *Asymmetron lucayanum*. Stud. Biol. Labor. John Hopkins Univ., Vol. IV.

AYERS, H. (1890), Concerning Vertebrate Cephalogenesis. Journ. Morph., Vol. IV.

BENHAM, W. B. (1901), *Heteropleuron hectori*, the New Zealand lancelet. Quart. J. Micr. Sc., Vol. XLIV.

BOVERI, TH. (1892), Die Nierenkanälchen des *Amphioxus*. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. V.

BURCHARD, E. (1900), Beiträge zur Kenntnis des *Amphioxus lanceolatus*. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. XXXIV.

COOPER, C. F. (1903), Cephalochorda. In: The fauna and geography of Maldive and Laccadive Archipelagoes, edit. by J. S. GARDINER, Cambridge.

*COOPER, J. G. (1868), Nat. wealth of California.

COSTA, O. G. (1834), Cenni zoologici ossia descrizione sommaria etc., Napoli 1834.

DEAN, B. (1899), On the embryology of the *Bdellostoma Stouti*. In: Festschr. f. C. v. KUPFFER.

Delage, Y., et Hérouard, E. (1898), Traité de Zoologie concrète, T. VIII.
Dohrn, A. (1875), Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels, Leipzig 1875.
— (1881—1904), Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, I—XXIV. Mitt. Zool. St. Neapel, Bd. III—XVII.
Felix, W. (1904), Die Entwickelung des Harnapparates. In: O. Hertwig's Handb. d. Entwickelungsl.
Froriep, A. (1891, 94), Entwickelungsgeschichte des Kopfes. In: Merkel und Bonnet's Ergebn.
— (1902 a), Zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Verh. Anat. Ges. Halle.
— (1902 b), Einige Bemerkungen zur Kopffrage. In: Anat. Anz., Bd. XXI.
Fürbringer, M. (1897), Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen etc. In: Festschr. f. C. Gegenbaur.
Fusari, R. (1889), Beitrag zum Studium des peripherischen Nervensystems von *Amphioxus lanceolatus*. Intern. Monatschr. Anat. Phys., Bd. VI.
Gegenbaur, C. (1871), Ueber die Kopfnerven von *Hexanchus* etc. Jen. Zeitschr. Naturw., Bd. VI.
— (1872), Das Kopfskelett der Selachier etc., Leipzig 1892.
— (1887), Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Morph. Jahrb., Bd. XIII.
Gilchrist (1902), Marine investigations in South Africa, Vol. II.
Gill, Th. (1895), The genera of Branchiostomidae. Amer. Natural., Vol. XXIX.
Goette, A. (1875), Entwickelungsgeschichte der Unke, Leipzig 1875.
— (1895), Ueber den Ursprung der Wirbeltiere. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1895.
— (1901), Ueber die Kiemen der Fische. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXIX.
Goldschmidt, R. (1905 a), *Amphioxides* Vertreter einer neuen Acranierfamilie. Biol. Centralbl., Bd. XXV.
— (1905 b), Notiz über *Branchiostoma elongatum* Sundevall. Zool. Anz., Bd. XXIX.
Gray, J. E. (1847), Description of a new species of *Amphioxus* from Borneo. Proc. Zool. Soc. London, Vol. XV.
Guenther, A. (1884), *Branchiostoma*. Report zool. Coll. H. M. S. „Alert", London.
— (1889), Pelagic Fishes. Rep. scientif. Res. „Challenger".
Haeckel, E. (1895), Systematische Phylogenie der Wirbeltiere, Berlin 1895.
Hatschek, B. (1881), Studien über Entwickelung des *Amphioxus*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. IV.
— (1884), Mitteilungen über *Amphioxus*. Zool. Anz., Bd. VII.
— (1888), Ueber den Schichtenbau von *Amphioxus*. Verh. Anat. Ges., 1888.
— (1892), Die Metamerie des *Amphioxus* und des *Ammocoetes*. Ibid. 1892.
Heymans, J. F., und Van der Stricht, O. (1897), Sur le système nerveux de l'*Amphioxus* etc. Mém. cour. Acad. R. Belgique, T. LXI.
Hoffmann, C. K. (1896—99), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii, I—III. Morph. Jahrb., Bd. XXIV —XXVII.
Jordan, D. S., und Snyder, J. O. (1901), A Review of the lancelets etc. of Japan. Proc. Un. S. Nation. Mus., Vol. XXI.
Joseph, H. (1900), Beiträge zur Histologie des *Amphioxus*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XII.
Kemna, A. (1904), L'origine de la corde dorsale. Ann. Soc. R. Zool. Belgique, Vol. XXXIX.
Kirkaldy, J. W. (1895), A Revision of the genera and species of the *Branchiostomidae*. Qu. J. Micr. Sc., Vol. XXXVII.
Korschelt, E., und Heider, K. (1893), Lehrbuch der vergleich. Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.
Koltzoff, N. (1902), Entwickelungsgeschichte des Kopfes von *Petromyzon Planeri*, Moskau 1902.
Kowalevsky, A. (1867), Entwickelungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. Mém. Ac. Imp. Sc. Pétersbourg, Bd. XI.
— (1877), Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. Arch. mikr. Anat., Bd. XIII.
Krause, W. (1888), Vorläufige Mitteilung (*Amphioxus* betreffend). Int. Monatschr. Anat. Phys., Bd. V.
Kupffer, C. v. (1892, 1895), Entwickelungsgeschichte des Kopfes. In: Merkel und Bonnet's Ergebn.
— (1893, 1894), Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 1, 2, München und Leipzig.
Langerhans, P. (1876), Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. Arch. mikr. Anat., Bd. XII.
Lankester, E. Ray (1889), Contributions to the knowledge of *Amphioxus lanceolatus* Yarrell. Qu. Journ. Micr. Sc., Vol. XXIX.
— and Willey, A. (1890), The development of the atrial chamber of *Amphioxus*. Qu. f. Micr. Sc., Vol. XXXI.
Legros, R. (1898), Développement de la cavité buccale de l'*Amphioxus lanceolatus*. Arch. Anat. microsc., T. I u. II.
— (1902), Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'*Amphioxus*. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XV.

MAC BRIDE, E. W. (1894), A Review of Professor SPENGEL's monograph on *Balanoglossus*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXVI.
— (1898), The early development of *Amphioxus*. Ibid., Vol. XL.
— (1900), Further Remarks on the development of *Amphioxus*. Ibid., Vol. XLIII.
MOROFF, TH. (1904), Ueber die Entwickelung der Kiemen bei Fischen. Arch. mikr. Anat., Bd. LXIV.
MÜLLER, J. (1834—42), Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Abh. Berliner Ak. Wiss.
— (1844), Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum* COSTA, *Amphioxus lanceolatus* YARRELL. Abh. Akad. Wissensch. Berlin, 1842.
MÜLLER W. (1873), Ueber die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei *Amphioxus* und den Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. VII.
NEAL, H. V. (1897), The development of the hypoglossus musculature in *Petromyzon* and *Squalus*. Anat. Anz., Bd. XIII.
— (1898), The segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Un., Bd. XXX.
OWEN, R. (1866—68), On the anatomy of Vertebrates, London.
PARKER, G. H. (1904), Maldive Cephalochordates. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XLVI.
PETER, K. (1902), Entwickelung des Geruchsorgans in der Reihe der Wirbeltiere. In: O. HERTWIG's Handbuch der Entwickelungslehre etc.
PETERS, W. (1876), *Epigonichthys cultellus* eine neue Gattung und Art der Leptocardii. Monatsschr. K. Preuß. Ak. Wiss.
PLATT, J. (1891), A Contribution to the morphology of the Vertebrate head etc. Journ. Morph., Vol. V.
POLLARD, H. B. (1894), The „cirrhostomial" origin of the head in Vertebrates. Anat. Anz., Bd. IX.
PRICE, G. C. (1896), Zur Ontogenie eines Myxinoiden. Sitzb. Akad. München, math.-phys. Kl., Bd. XXVI.
QUATREFAGES, A. DE (1895), Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie du *Branchiostoma* ou *Amphioxus*. Ann. Scienc. nat., T. IV.
RABL, C. (1892), Ueber die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. anat. Ges. Wien.
RATHKE, H. (1841), Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*, Königsberg.
REX, H. (1905), Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes der Lachmöve (*Larus ridibundus*). Morph. Jahrb., Bd. XXXIII.
ROHON, J. V. (1881), Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus*. Denkschr. math.-nat. Kl. Ak. Wiss. Wien., Bd. XLV.
ROLPH, W. (1876), Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*. Morph. Jahrb., Bd. II.
SCHNEIDER, A. (1879), Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, Berlin 1879.
SEWERTZOFF, A. N. (1898), Studien zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
SPENGEL, J. W. (1891), Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des *Amphioxus*. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. IV.
— (1893), Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. In: Fauna und Flora Golf Neapel.
SUNDEVALL (1852), Ny art af *Amphioxus*. Oefv. K. Vetensk. Ak. Förh., Bd. IX.
— (1853), Ny art af *Branchiostoma*. Ibid., B. X.
TATTERSALL, W. M. (1903), Report on the Cephalochorda. Rep. Governm. Ceylon Pearl Oyster Fish. Gulf Manaar, London.
VAN WIJHE, J. W. (1882), Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes, Amsterdam 1882.
— (1884), Ueber den vorderen Neuroporus. Zool. Anz., Bd. VII.
— (1886), Ueber die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbeltiere. In: Zool. Anz., Bd. IX.
— (1889), Die Kopfregion der Cranioten beim *Amphioxus* etc. Anat. Anz., Bd. IV.
— (1893), Ueber *Amphioxus*. Anat. Anz., Bd. VIII.
— (1902), Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des *Amphioxus lanceolatus*. In: Petrus Camper, Bd. I.
WILLEY, A. (1891), The later larval development of *Amphioxus*. Qu. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXII.
— (1894), *Amphioxus* and the ancestry of the Vertebrates, New York 1894.
— (1897), Zoological observations in the South Pacific. Qu. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIX.
— (1901), *Dolichorhynchus indicus* n. g. n. sp. a new Acraniate. Quart. J. Micr. Sc., Vol. XLIV.
YARRELL, W. (1836), History of British Fishes, London.
ZARNIK, B. (1904a), Ueber segmentale Venen bei *Amphioxus* und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. Anat. Anz., Bd. XXIV.
— (1904b), Ueber die Geschlechtsorgane von *Amphioxus*. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. XXI.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2958

LIBRARY
FISH & WILDLIFE SERVICE
PACIFIC OCEANIC FISHERY
INVESTIGATIONS

Doliolum.

Von

Dr. Günther Neumann.

Mit Tafel XI—XXIV, einer Karte und 20 Abbildungen im Text.

Eingegangen den 8. August 1905.

C. Chun.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 97

Entwickelungsgeschichtlicher Teil.

Material und Methode 98

I. Die freischwimmende Larve 100

Historisches 100

Körperform 101

Innerer Bau 101

Das Nervensystem 105

Die Kloakalhöhle 108

Das Entodermrohr 111

Die Kieme 112

Die Pharyngealhöhle 116

Der Darmtraktus 117

Die Chorda 118

Das Mesoderm 119

Die Schwanzblase 122

Die Larvenhülle 123

Das Herz 124

Der Stolo prolifer 125

II. Die Amme 137

Der Stolo prolifer 138

Die Abschnürung von Teilstücken am Stolo prolifer 139

Der Transportmechanismus der Teilstücke 141

Der Ursprung der Phorocyten 141

Die Anordnung der Phorocyten 142

Die wandernden Teilstücke 145

Die Vermehrung der wandernden Teilstücke 146

Die Bildung der lateralen Sprossenreihen 149

Die Bildung der medianen Sprossenreihen 153

Die Bildung der Geschlechtsknospen 161

Die Fixierung der Knospen 168

Die Ernährung der Knospen 169

III. Die Knospen 171

Die Geschlechtsknospen 174

Das Nervensystem 174

Die Pharyngealhöhle 175

Die Kloakalhöhle 177

Seite

Die Kieme 184
Die Muskeln 186
Die Geschlechtsorgane 187
Das Herz 196
Die Lateralsprossen 201

Systematischer Teil.

Historisches 206
I. Die Arten der Gattung *Doliolum* 207
Doliolum rarum 208
Doliolum indicum 210
Doliolum intermedium 211
Doliolum Mülleri 212
Doliolum Krohni 214
Doliolum Gegenbauri 216
Doliolum Valdiviae 219
Doliolum Tritonis 220
Doliolum Chuni 221
Doliolum Nationalis 222
Doliolum denticulatum 222
Unbestimmbare Formen 224
Uebersicht 225
Bestimmungstabelle 227
II. Horizontale Verbreitung 228
III. Vertikale Verbreitung 238
Litteraturverzeichnis 241

Einleitung.

Doliolum hat von jeher das Interesse der Zoologen durch seinen Entwickelungscyklus erregt. Eine Reihe ausgezeichneter älterer Forscher, wie Krohn, Gegenbaur, Keferstein und Ehlers, Leuckart und Fol, machten denselben zum Gegenstande ihrer Untersuchungen. Jedoch erst durch die beiden jüngeren, umfangreichen Arbeiten von Grobben und Ulianin haben wir genaue Kenntnis von den ebenso interessanten wie verwickelten Verhältnissen des Generationswechsels dieser Tunicatenform erhalten.

Grobben gebührt das Verdienst, jenes zuerst von Keferstein und Ehlers beschriebene „rosettenförmige Organ" des neunmuskeligen *Doliolum* als echten Stolo prolifer erkannt zu haben, während es Ulianin gelang, den komplizierten Entwickelungscyklus auf einen normalen Generationswechsel zurückzuführen, indem er feststellte, daß die „von der Amme auf ungeschlechtlichem Wege abstammende Generation eine polymorphe, aus drei verschiedenen Formen bestehende ist".

Vielleicht wegen der Fülle neuer, eigenartiger Befunde, welche Ulianin mitteilte, und wegen der mannigfachen Widersprüche, die sich aus den Arbeiten von Grobben und Ulianin in wichtigen Punkten ergaben, konnte die Auffassung des letzteren Forschers bisher nicht allgemein zu voller Anerkennung gelangen[1]).

Nachdem von Barrois die Knospung der *Anchinia* aufs neue untersucht und durch Korotneff die nahe verwandte *Dolchinia* aufgefunden worden war, ergaben sich auch für den Entwickelungscyklus von *Doliolum* neue Gesichtspunkte.

Es lag somit nahe, vornehmlich auch mit Rücksicht auf die Seltenheit des *Doliolum*-Materials, die reiche Ausbeute an diesem, welche die Deutsche Tiefsee-Expediton gemacht hatte, nach der entwickelungsgeschichtlichen Seite hin auszunützen. Die Untersuchungen wurden auf Anregung von Herrn Prof. Dr. Chun zum größten Teile im Zoologischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt, Beobachtungen am lebenden Material auf der Zoologischen Station zu Villafranca.

Herrn Prof. Dr. Chun, meinem hochverehrten Lehrer, bin ich nicht allein für die gütige Ueberlassung des prachtvollen Materials zu größtem Danke verpflichtet, sondern auch für die mir jederzeit erteilte Anregung und das der Arbeit in reichem Maße bewiesene Interesse. Ihm sei an dieser Stelle der innigste Dank ausgesprochen. Ich kann nicht unterlassen, auch Herrn Prof. Dr. zur Strassen für seine Hilfe, die er mir jederzeit während der Dauer meiner Untersuchungen zu teil werden ließ, herzlich zu danken. Nicht minder auch Herrn Dr. Woltereck. Dem Leiter der Zoologischen Station zu Villafranca, Herrn Dr. von Davidoff, sage ich gleichfalls den wärmsten Dank für das zuvorkommende Wohlwollen, welches er mir während meines Aufenthaltes am genannten Institut stets entgegenbrachte.

1) Vergl. Seeliger (1885, S. 80 ff.).

Die vorliegende Abhandlung zerfällt in zwei Teile: in einen entwickelungsgeschichtlichen und einen systematischen. Im ersten wird zunächst über die freischwimmende Larve zu berichten sein, sodann soll die Amme als Erzeugerin und Trägerin der polymorphen Geschlechtsgeneration betrachtet und endlich die Knospenentwickelung der drei Formen jener Generation geschildert werden. Im systematischen Teile wird sich der Bestimmung die horizontale und vertikale Verbreitung der gesamten Doliolen anreihen, welche die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutete.

Entwickelungsgeschichtlicher Teil.

Material und Methode.

Das von der Deutschen Tiefsee-Expedition erbeutete *Doliolum*-Material, welches zum größten Teile ausgezeichnet mit FLEMMING'scher Lösung konserviert war, weist, wie aus dem systematischen Teile ersichtlich ist, eine Fülle verschiedener Species auf. Besonders imponierend durch seine ungeheure Anzahl tritt darin *Doliolum denticulatum* QUOY und GAIMARD[1]) auf, welches Ende Oktober nahe am Kap der guten Hoffnung in vielen Tausenden von Exemplaren in die Vertikalnetze geriet. Nicht nur Geschlechts-, Pflege- und Ernährtiere, sondern auch zahlreiche Larven und Ammen finden sich in den Fängen der Stationen 90 und 91. Darum diente besonders diese Form als Untersuchungsmaterial. Die Ammen der Species, wenigstens soweit sie vorliegen, besitzen nur geringe Größe, und ihre Dorsalauswüchse sind wenig ausgebildet; zum Teil waren diese auch wohl durch die Netze verletzt, so daß ältere Mediansprossen vollständig auf ihnen fehlen. Die ausgewachsenen, freischwimmenden Pflegtiere tragen am Ventralauswuchs merkwürdigerweise nur sehr frühe Entwickelungsstadien von Geschlechtsknospen. Aeltere, aber zu selbständigem Leben noch nicht befähigte Geschlechtssprossen wurden in beträchtlicher Anzahl aus den Kiemenspalten ausgebildeter Geschlechts- und Pflegtiere isoliert, in denen sie sich, offenbar mechanisch von der Stätte ihrer Entwickelung losgerissen, durch die pumpenden Bewegungen der erwachsenen Tiere gefangen hatten.

Teils um das fehlende Material zu ergänzen, teils um am lebenden Tiere Aufschlüsse über Fragen zu erhalten, die am konservierten Objekt schwer, oder nicht zu entscheiden waren, wurde im Frühjahre 1904 ein zweimonatlicher Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Villafranca genommen. Während dieser Zeit gelang es, einige der berühmten großen Ammen von *D. Gegenbauri* ULIANIN (bisher fälschlich als *D. Ehrenbergii* KROHN = *D. denticulatum* Q. u. G. bezeichnet; vergl. ULIANIN 1884, S. 88 u. 133) lebend zur Beobachtung zu bekommen. Sie sind während der Frühlingsmonate bei ruhiger See seltene Gäste an der Oberfläche und werden bei Sonnenaufgang vom Boot aus mittels Glashafen meist unverletzt gefischt. Es gewährt einen wundervollen Anblick, die großen, glashellen Tiere mit ihrem bis 18 cm langen Rückenauswuchs, der mit vielen Hunderten von Individuen regelmäßig besetzt ist, durch das Wasser schießen zu sehen. Ich kann in dieser

1) Ich wähle für die in Rede stehende Form die Bezeichnung „*Doliolum denticulatum*" QUOY und GAIMARD, indem ich mich den beachtenswerten Ausführungen BORGERT's (1893, S. 402—408, und 1894, S. 22—24) über die in der Litteratur herrschende Verwirrung bezüglich des *D. denticulatum* Q. u. G. anschließe.

Beziehung Fol (1876), jenem ausgezeichneten Beobachter, nur beistimmen, wenn er (S. 238) schreibt, daß eine *Doliolum*-Amme „zu den allerbehendesten Seetieren gehört und durch das Wasser mit größerer Schnelligkeit schießt, als eine *Diphyes*".

Leider lassen sich diese äußerst zarten Geschöpfe, wenigstens soweit meine Erfahrung reicht, im Aquarium nur sehr schwer unverletzt und dann auch nur kurze Zeit am Leben erhalten. Durch den Reiz, den die Reibung an der Glaswand ausübt, lösen sich sehr bald nicht nur die älteren, zu selbständigem Leben bereits befähigten Mediansprossen los, sondern auch die Lateralsprossen fallen ab. Dazu kommen irreguläre Bewegungen des Tieres in der Gefangenschaft, welche zu Knickungen und Drillungen des übermächtig entwickelten, schweren Rückenfortsatzes führen und schließlich dessen Abreißen bedingen. Nicht selten ist auch beim Fang an irgend einer Stelle ein geringer Defekt in dem gallertigen, ziemlich stark entwickelten Mantel verursacht worden. Sobald davon nur ein Fetzchen, vom Körper losgelöst, frei in das Wasser hängt, ist bei den starken Kontraktionen und der Reibung, welche der Vorstoß im Wasser erzeugt, der Anfang zu einer unfreiwilligen Häutung der Amme gegeben. Natürlich gehen dann die Verlängerung des Bauchstolo und die von ihm abgehenden Wanderknospen auf dem Ammenkörper der Beobachtung verloren.

Daß die kräftigen Pumpbewegungen im Verein mit der außerordentlichen Verletzbarkeit besonders der mikroskopischen Untersuchung des lebenden Tieres Schwierigkeiten bieten, liegt auf der Hand. Ich ließ sie zu diesem Zwecke in ein engeres, nicht allzutiefes Gefäß von rundem Querschnitt aus einem möglichst großen Glashafen hineinschwimmen, der mit Wasser gefüllt war, welches direkt aus dem Meere heraufgeholt war, also nicht die Leitung passiert hatte. Das engere Gefäß war während der Beobachtung selbst von Wasser umgeben, damit die Temperatur sich möglichst konstant hielt. Sofort nach Beendigung der Untersuchung, die über eine Stunde in jedem Falle gewöhnlich nicht ausgedehnt wurde, brachte ich das Tier in das Aquarium zurück, wo ich die Anreicherung des Salzgehaltes infolge Verdunstung durch Abschließen zu vermeiden suchte. Ich konnte so mehrere Male am Tage das Objekt zur Beobachtung mit bewaffnetem Auge bekommen. Aber schon nach 12—16 Stunden rollten die letzten schwachen Kontraktionswellen über den Herzschlauch, bei Tieren allerdings, die doch mehr oder weniger besonders am Rückenauswuchs defekt geworden waren. Schwaches Betäuben mit Chloroform habe ich nur einmal versucht, aber mit negativem Erfolge. Bevor das Tier betäubt war, hatten sich die meisten der entwickelten Sprossen abgelöst. Wegen der Seltenheit des Materials habe ich den Versuch nicht wiederholt.

Leider machte ich vergeblich Jagd auf Larvenstadien und entwickelte Geschlechtstiere, so daß mir jede Möglichkeit genommen war, Züchtungen im Aquarium zu versuchen. Nur einige wenige Geschlechts- und Pflegtiere von *D. Gegenbauri* Ulianin konnte ich in der zweiten Hälfte des April im Auftriebe finden, jedoch stets abgestorben und stark zusammengeschrumpft[1]). Auch zwei Züge in größeren Tiefen (1000 und 1600 m) vermochten an diesen ungünstigen Resultaten nichts zu ändern. Um so wertvoller wurde mir daher das konservierte Material der Deutschen Tiefsee-Expedition, und einige von Herrn Prof. Chun mir freundlichst überlassene Ammen, welche er 1887/88 bei den Canarischen Inseln gefischt hatte.

Was die Methode der Untersuchung des konservierten Materials anlangt, so kann ich mich recht kurz fassen. Die Objekte, durch das Flemming'sche Gemisch außerordentlich distinkt

1) Auch Ulianin (1884, S. 134) gelang es Ende April 1882 in Villafranca nur, 8 beschädigte Exemplare zu erhalten.

geschwärzt, wurden in Cedernöl aufgehellt und darin oder in Kanadabalsam untersucht und mit dem ABBE'schen Zeichenapparate gezeichnet. Totalpräparate zu färben, erwies sich bei der ausgezeichneten Osmiumschwärzung nicht nur als völlig überflüssig, sondern beeinträchtigte sogar die Klarheit der Bilder. Nur zur Untersuchung des peripheren Nervenverlaufs und der Nervenendigungen wurden ältere Larven und Knospen nach HEIDENHAIN toto gefärbt, ein vorzügliches Mittel, auch die feinsten Aestchen scharf in der durchsichtigen Epidermis hervortreten zu lassen. Mit denselben Farbreagenzien wurden durchgehends auch die 3 μ dicken Schnitte gefärbt, welche nach der Paraffinmethode hergestellt waren.

I. Die freischwimmende Larve.

Historisches.

Die ersten Mitteilungen über die Larven von *Doliolum* verdanken wir KROHN (1852). Nach ihm berichten auch GEGENBAUR (1856), KEFERSTEIN und EHLERS (1861), GROBBEN (1882) und FOL (1884) von den Larven. Ausführlichere Darlegung giebt vornehmlich ULIANIN (1884), dem es auch zuerst gelang, die Entwickelung der Larve durch Züchtung aus dem Ei direkt zu verfolgen. Das Wenige, was wir über die Embryonalentwickelung von *Doliolum* bisher überhaupt wissen, verdanken wir diesem ausgezeichneten Forscher. Die nachfolgende Tabelle giebt zunächst unter genauer Berücksichtigung der Litteratur eine Uebersicht über die bisher bekannt gewordenen Larven.

a) Larven von *D. Mülleri* KR.

A. KROHN, Ueber die Gattung *Doliolum* und ihre Arten. Archiv f. Naturgesch., Bd. I, 1852 („*D. Nordmannii*"), S. 61—63, Taf. II, Fig. 5—7.
(Aeltere Stadien.)

KEFERSTEIN und EHLERS, Zool. Beitr., 1861, S. 66—68, Taf. X, Fig. 3.
(Alte Larve mit reduzierter Schwanzblase und deutlichem Rückenauswuchs.)

C. GROBBEN, *Doliolum* und sein Generationswechsel. Arb. a. d. Zoolog. Inst. d. Univ. Wien, Tom. IV, Heft 2, 1882, S. 23—25, Taf. II, Fig. 10, Taf. IV, Fig. 23.
(Junges Stadium ohne Schwanzblase.)

B. ULIANIN, Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Monographie X, 1884, S. 46—71, Taf. IV, Fig. 1, 3 (jüngste Stadien), 4, 5.

b) Larven von *D. denticulatum* Q. u. G.

C. GEGENBAUR, Ueber den Entwickelungscyklus von *Doliolum*, nebst Bemerkungen über die Larven dieser Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VII, 1856, S. 306—310, Taf. XVI, Fig 15.
(Alte Larve mit völlig reduziertem Ruderschwanze.)

H. FOL, L'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Recueil Zool. Suisse, Vol. I, Fasc. 1, 1884, p. 150—153, Pl. VIII, Fig. 2, 3 (jüngste, „vermiformes" Stadien), 4, 5.

B. ULIANIN, Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Monographie X, 1884. S. 46—71, Taf. V, Fig. 1, 3.
(Alte Larven.)

c) Unbestimmbare Larven.

KEFERSTEIN und EHLERS, Zool. Beitr., 1861, S. 66—68, Taf. X, Fig. 5, 6 (*D. dent.?*), 7.
(Ohne Schwanzblase.)

Ein vergleichender Ueberblick über die Larven, welche von den genannten Autoren beschrieben und abgebildet wurden, ergiebt zunächst in Bezug auf Artverteilung, daß wir es in

der Hauptsache mit solchen von *D. Mülleri* Kr. zu tun haben. Nur Fol und Ulianin haben auch Larven von *D. denticulatum* Q. u. G. beobachtet.

Was ihre jeweilige Entwickelungshöhe anlangt, so erhellt, daß uns keineswegs eine lückenlose Reihe vorliegt, sondern eine klaffende Lücke bestehen bleibt, und zwar zwischen den von Fol und Ulianin beobachteten jüngsten und den nächstfolgenden Stadien, die etwa von Ulianin (1884, Taf. I, Fig. 5), bez. von Grobben (1882, Taf. IV, Fig. 23) abgebildet sind. Während jene jüngsten Larven, rein äußerlich betrachtet, einen langgestreckten, rüsselartig verlängerten Körper aufweisen, der nicht im entferntesten an die charakteristische Fäßchenform der Doliolen erinnert, zeigen diese bereits vollkommen die Form und Organisation derjenigen Generation, welche aus ihnen hervorgeht.

Das mir zur Verfügung stehende Larvenmaterial gestattet, wie sich weiter unten zeigen wird, diese Lücke auszufüllen. Dagegen bin ich nicht in der Lage, etwas über die früheste Embryonalentwickelung mitteilen zu können, weil es mir, wie erwähnt, während meines Aufenthaltes in Villafranca nicht vergönnt war, lebende Geschlechtstiere zur Züchtung zu bekommen. Da ich leider auch nicht einer freischwimmenden Larve habhaft werden konnte, war ich ausschließlich auf das von der Deutschen Tiefsee-Expedition konservierte Larvenmaterial angewiesen, welches aus einem Vertikalnetzfange stammte, der auf Station 91 in 2000 m Tiefe unternommen worden war. Sämtliche Larven gehörten *D. denticulatum* Q. u. G. an. Außerdem standen mir noch einige wenige Larven von *D. Mülleri* Kr. zur Verfügung, die auf den Stationen 114 und 220 gefischt worden waren.

Körperform.

Vergleichen wir die jüngsten von Ulianin (1884, Taf. IV, Fig. 1, 3) abgebildeten Stadien von *D. Mülleri* Kr. etwa mit denen, welche ich in Taf. XI, Fig. 1—6 von *D. denticulatum* Q. u. G. wiedergegeben habe, in ihrem äußeren Habitus, so fällt zunächst bei den letzteren der Mangel einer Schwanzblase auf. Der Körper erfährt infolgedessen nicht jene von Ulianin betonte, charakteristische Zweiteilung, da die Chorda (*ch*) sich direkt an den Endabschnitt des Entodermrohres (*en*) anlegt, vom Mesoderm (*mes*) dicht umhüllt. Weiterhin konstatieren wir einen auffälligen Unterschied in der enormen Verlängerung des Larvenkörpers, welche auch der von Fol (1884, Taf. VIII, Fig. 3) abgebildete Embryo von *D. denticulatum* Q. u. G., obgleich noch nicht völlig gestreckt, erkennen läßt. Sie wird bedingt sowohl durch die rüsselartige Ektodermauftreibung am Mundpol (*r*), als auch durch den Ruderschwanz. Die Ausstülpung am Vorderabschnitt erreicht die Länge des Larvenkörpers selbst, übertrifft sie höchstens um ein geringes, während der Schwanz diese um das Doppelte übersteigt. Zieht man noch die dadurch bedingte spindelförmige Ausdehnung der „Eihaut“ (*c*) in Betracht, welche weiter unten noch betrachtet werden soll, so haben wir hier einen Organismus vor uns, der einer flottierenden Lebensweise ausgezeichnet angepaßt erscheint.

Innerer Bau.

Da Querschnitte am besten den inneren Bau erkennen lassen, so sei auf Taf. XII, Fig. 1—13, 15—22 verwiesen. Den cylindrischen Larvenkörper mit seiner Chorda umkleidet ein einschichtiges

Ektoderm (*ekt*), dessen nahezu kubische Zellen an der Ventralseite etwas niedriger zu sein pflegen. An der Dorsalseite des hinteren Körperabschnittes beginnt dasselbe sich paarig zur späteren „Kloakalhöhle" einzufalten (Taf. XII, Fig. 9). Ebenso läßt sich am Vorderende (Taf. XII, Fig. 2), genau mediodorsal gelegen, eine sanfte Einbuchtung des Ektoderms konstatieren (*np*), deren sogleich noch gedacht werden soll. Das Innere des Körpers durchzieht ein Entodermrohr mit ovalem Lumen, welches die Anlage des respiratorischen Kiemendarmes (der Pharyngealhöhle) und des Darmtraktus repräsentiert. Es setzt sich ebenfalls aus einer Lage sehr hoher Prismenzellen zusammen. Mesodermelemente fehlen im vordersten Leibesabschnitte völlig, erst im zweiten Drittel des Körpers schieben sich zwei dünne Mesodermplatten (*mes*) an den Flanken zwischen Ektoderm und Entodermrohr ein. Sie nehmen nach hinten an Mächtigkeit zu, um schließlich den Endabschnitt des Entodermrohres ringsum vom Ektoderm zu trennen und den Basalabschnitt der Chorda zu umhüllen (Taf. XII, Fig. 11, 12). Ventralwärts, den kloakalen Einstülpungen gegenüber, liegt bereits deutlich abgegrenzt ein Haufen von dichtem Mesoderm (Taf. XII, Fig. 10 *mss*), welcher später in die Stoloanlage eingeht. Das Nervensystem (*n*) erweist sich als ein wenig gegliederter Strang, der in seinem mittleren Abschnitt etwas verdickt, gegen sein Ende dagegen dünner ausgezogen erscheint. Es liegt, wie Querschnitte zeigen (Taf. XII, Fig. 3—10), ventral dem Entodermrohre auf, während es dorsal vom Ektoderm und seitlich vom Mesoderm umhüllt wird.

Mit der Ausbildung des Nervensystems steht jene unpaare Einbuchtung des Ektoderms am dorsalen Vorderabschnitt des Larvenkörpers in innigem Zusammenhang, deren Deutung wir versuchen wollen. Je weiter wir in der Larvenentwickelung aufsteigen, um so flacher wird die Einsenkung; schließlich ist sie überhaupt nicht mehr nachweisbar (Taf. XIII, Fig. 1). Querschnitte durch diese Region zeigen, daß es sich um einen feinen Kanal handelt, der, aus dem Nervensystem kommend, hier frei nach außen mündet. Das Ektoderm der Einsenkung liegt zunächst breit dem entodermalen Rohr auf (Taf. XII, Fig. 2, 15). Wenige Schnitte nach hinten schon erscheint der feine Ausführgang im Innern der Larve (Taf. XII, Fig. 3), da das Ektoderm sich bereits über den hohen Prismenzellen geschlossen hat, welche, nach innen konvergierend, das enge Lumen bilden. Den verfügbaren Raum zwischen Entodermrohr und Ektoderm erfüllen sie dabei noch vollständig. Ihr histologisches Bild wird nach hinten zusehends ein anderes (Taf. XII, Fig. 4). Das spärliche Plasma der hohen Cylinderzellen, die anfangs den umgebenden Ektodermzellen völlig gleichen, wird dichter. Das Verhalten findet in der intensiveren Färbung seinen Ausdruck. Sie haben sich zu Ganglienzellen umgebildet und vom umgebenden Gewebe, scharf elliptisch umgrenzt, abgehoben (Taf. XII, Fig. 5). Es ist wohl zweifellos, daß wir es in der grubenförmigen Einsenkung mit einem Neuroporus zu thun haben, mittelst dessen der vorderste Abschnitt des ektodermalen Nervenrohres hier noch deutlich mit der Außenwelt in Kommunikation steht, wobei die histologische Umbildung sich noch verfolgen läßt. Gerade diese Thatsache deutet auf die von hinten nach vorn fortschreitende Ausbildung des Medullarrohres hin, wie sie aus der Embryonalentwickelung der Ascidien und des *Amphioxus* bekannt und wohl im stande ist, die Deutung dieser Ausmündung als Nervenporus zu stützen. Dann würde die Bildung des Nervenrohres durch Einfaltung vom Ektoderm auch für die Embryonen von *Doliolum* anzunehmen, und die Vermutung ULIANIN's (1884, S. 50) unbegründet sein, daß es „aus einer soliden Wucherung der Zellen des Ektoderms entstünde".

Dies führt uns zum Vergleich des eben geschilderten Aufbaues der Larven von *D. denticulatum* Q. u. G. mit demjenigen, welchen nach Ulianin die jüngsten Larven von *D. Mülleri* Kr. besitzen.

Es ergeben sich auf den ersten Blick erhebliche Unterschiede, nicht nur bezüglich des Nervensystems, sondern auch des Entodermrohres und der Lagerung des Mesoderms. Während sich das Nervensystem der jüngsten Larven von *D. Mülleri* Kr. als auffällig dicker, völlig ungegliederter, solider Zellstrang erweist, der auf Querschnitten eines Lumens entbehrt (Ulianin 1884, Taf. IV, Fig. 1—3 *na*; Taf. VI, Fig. 1—3 *na*), lernten wir dasselbe als relativ dünn und schwach gegliedert kennen. Es muß auf frühen Stadien seiner ganzen Länge nach von einem feinen Canalis centralis durchsetzt gewesen sein, da auch in seinem mittleren verdickten Abschnitte die Zellen noch nach einem Mittelpunkt hin konvergieren (Taf. XII, Fig. 6), während im vorderen Teile der Kanal selbst noch persistiert. Das alles deutet auf eine Entstehung hin, welche in der Embryonalentwickelung der Ascidien ihr Analogon finden würde.

Ferner sollen die bezeichneten Larven von *D. Mülleri* Kr. eines Entodermrohres, der Anlage der Pharyngealhöhle und des Verdauungstraktus, völlig entbehren; wohl aber besitzen sie eine Chorda, die ihre entodermale Abstammung aus der frühesten Embryonalentwickelung herleitet. Die Pharyngealhöhle mit dem späteren Darmtraktus sind erst in der Bildung begriffen, und zwar sollen sie nach Ulianin (1884, S. 52, 53, 57, 67) aus einer ventralen Ektoderm-einstülpuug ihre Entstehung nehmen (Ulianin, Taf. IV, Fig. 1—3)[1]). Noch ehe ein Lumen in der ersteren sich ausgebildet hat, also eine wirkliche Höhle entstanden ist, differenziert sich bereits aus ihr der Endostyl. Die ganze Anlage erscheint auf dem Querschnitt als platt-gedrücktes Rohr (Ulianin 1884, Taf. VI, Fig. 2, 3). Abgesehen davon, daß ich die Differenzierung des Endostyls aus dem Entodermrohre erst auf viel späteren Stadien nachweisen konnte (Taf. XIII, Fig. 6), nachdem es sich zur Pharyngealhöhle erweitert hatte, muß vor allem die Abstammung der letzteren vom Ektoderm auffallen. Entspräche dies der Wirklichkeit, so brächte Ulianin damit *Doliolum* in einen höchst merkwürdigen Gegensatz zu sämtlichen Tunicaten indem in der Embryonalentwickelung keiner bekannten Form der Vorderdarm (Kiemendarm, Atemhöhle, Atrium) und der eigentliche Verdauungstraktus als vom Ektoderm stammend nachgewiesen sind. Es ergiebt sich also, wie Ulianin (1884, S. 67) selbst hervorhebt, daß „die Darmhöhle von *Doliolum* (inkl. Pharyngealhöhle) nicht der Darmhöhle (inkl. Kiemensack) der Ascidien homolog ist". Auf die Konsequenzen dieser Auffassung besonders für die Ausbildung der Kieme und des Stolos einzugehen, wird sich später Gelegenheit finden.

Allein ich glaube Grund zu der Annahme zu haben, daß die von Ulianin gegebene Deutung der Zellstränge eine irrige ist, wahrscheinlich veranlaßt durch eine falsche Orientierung der Larven. Die tiefgreifenden Widersprüche zwischen seinen Befunden einerseits und andererseits dem, was an anderen Tunicaten, vornehmlich aber bei Ascidien, und von mir an *D. denticulatum* beobachtet wurde, heben sich sofort alle auf, wenn wir seine jüngsten Larven (Taf. IV, Fig. 1, 3) um 180° drehen, also zur Dorsalseite machen, was Ulianin als

1) In seinen Abbildungen (Taf. IV, Fig. 1—3) wird sie mit „*en*" = Entoderm bezeichnet. In der ersten Mitteilung (1881) über die embryonale Entwickelung des *Doliolum* schreibt er S. 475: „Das Entoderm (vordere oder Ingestionsöffnung) bildet sich etwas später als die vordere Ektodermblase" (= rüsselförmige Verlängerung). Auf S. 476 aber steht zu lesen: „Die Kiemenlamelle bildet sich durch Verschmelzung der zwei Ektodermeinstülpungen", und einige Zeilen weiter unten wieder: „dieses (rosettenförmige) Organ entwickelt sich aus dem Ekto- und Entoderm. Das Entoderm giebt nach der Bauchseite des Tieres vier Ausstülpungen" (!).

Ventralseite angesehen hat. Dann würde das, was er als Nervensystem deutet, zum Entodermrohr (noch ohne Lumen), und umgekehrt würde seine Ektodermeinstülpung, aus welcher die Pharyngealhöhle hervorgeht, eine getreue Abbildung des Neuroporus im optischen Längsschnitt darstellen. Für diese Vermutung sprechen, wie ich meine, überzeugend besonders noch die von ihm Taf. XVI, Fig. 2 u. 3 abgebildeten Querschnitte mit ihrem plattgedrückten Medullarrohre nach unserer Deutung (seiner Ektodermeinstülpung, die zur Pharyngealhöhle werden sollte). Endlich ergiebt sich bei dieser Orientierung auch eine übereinstimmende Lagerung des Mesoderms. Auf dem Querschnitt (ULIANIN 1884, Taf. VI, Fig. 3) durch den vorderen Teil einer jener jüngsten Larven soll ventral von der bewußten Ektodermeinstülpung eine breite Mesodermzellenmasse liegen. Ich konnte dagegen auf bedeutend späteren Stadien an der Ventralseite des Vorderteils der Larve niemals Mesodermzellen nachweisen (Taf. XII, Fig. 1—9). Nach der Drehung der ULIANIN'schen Larve um 180° erscheint nun das Mesoderm dorsal von dem Nervenrohr, wo es thatsächlich auch auf frühen Stadien sich bald ansammelt.

Vielleicht wurde ULIANIN zu jener Annahme geführt durch die im Querschnitt (ULIANIN 1884, Taf. VI, Fig. 3) ventrale, in Wirklichkeit dorsale Vorbuchtung des Nervensystems, welche er wegen der Analogie mit den Bildern von einem quergeschnittenen Endostyl auf älteren Stadien für diese Rinne hielt. Die Zwischenstadien bis zu der von ULIANIN, Taf. IV, Fig. 5 abgebildeten Larve, welche den Irrtum hätten erkennen lassen müssen, fehlten ihm offenbar. Andererseits wäre es in der That merkwürdig, wenn ULIANIN die Ektodermeinbuchtung, in welcher die Ausmündung des Canalis centralis liegt, entgangen sein sollte. Wir treffen sie, wie erwähnt, eben in seiner Ektodermeinstülpung wieder. Ich konnte übrigens an 5 Larven von *D. Mülleri* KR., die nach ihrem Alter den beiden jüngsten von ULIANIN völlig glichen, die eben erörterten Verhältnisse bestätigen. Leider gingen sie mir sehr gequetscht zu, so daß ich Abstand nehmen mußte, sie zu schneiden und abzubilden. Sollten, wie ich glauben möchte, weitere Untersuchungen über die früheste Embryonalentwickelung von *Doliolum* die Vermutung bestätigen, daß das Nervensystem aus einer Ektodermeinfaltung entstehe, so würde *Doliolum* sich damit einerseits aufs engste an die Verhältnisse bei Ascidien anschließen, und andererseits in dieser Beziehung in bemerkenswerten Gegensatz treten zu *Pyrosoma* und *Salpa*, wo eine solide Ektodermverdickung seine erste Anlage repräsentiert.

Bevor ich daran gehe, die Entwickelung der Organsysteme am Larvenkörper weiter zu verfolgen, sei es gestattet, einige Bemerkungen über Vorgänge vorauszuschicken, welche zu Form- und Größenveränderungen hinführen.

Auf dem jüngsten der Larvenstadien, welche mir von *D. denticulatum* Q. u. G. zur Verfügung standen, scheint das Maximum in der Gesamtverlängerung des Körpers erreicht zu sein. Er besitzt inkl. Rüssel und Schwanz eine Länge von 2,58 mm. Mit weiterer Entwickelung macht sich umgekehrt eine Tendenz zur Verkürzung des stabförmigen Organismus geltend. Die rüsselförmige Ektodermauftreibung schnürt sich stückweise ab, worauf die Zellen der Teilstücke zerfallen. Diesen Vorgang scheint auch FOL bei *D. denticulatum* beobachtet zu haben. Er schreibt (1884, S. 152): „La vésicule antérieure se ratatine très rapidement, mais elle ne disparaît pas pour cela. On la retrouve, en train d'être résorbée, à côté de l'ouverture buccale, et sa disparition n'est que graduelle." Der Larvenkörper selbst erfährt eine absolute Verkürzung in der Längserstreckung, bei gleichzeitiger minimaler Dickenzunahme. So hat sich beispielsweise

der Larvenkörper (ohne Rüssel und Schwanz) von dem Taf. XI, Fig. 1 abgebildeten Stadium mit 0,667 mm Körperlänge bis zu dem, welches Taf. XIII, Fig. 1 wiedergegeben ist, auf 0,333 mm, also genau auf die Hälfte der Längsausdehnung, reduziert. Der Rüssel ist während dieser Entwickelung außerdem ganz geschwunden, die Chorda bedeutend kürzer geworden. Sie degeneriert ebenfalls meist stückweise, wobei der Zerfall von der Spitze nach der Basis zu fortschreitet. Der Rüssel ist bereits völlig geschwunden, wenn die Mundöffnung zum Durchbruch gelangt. Der Körper, schon von nahezu vollständig getrennten, dicken Mesodermringen umgeben, nähert sich mehr und mehr der charakteristischen Tönnchenform. An seinem Hinterabschnitt; genau dorsal gelegen, erscheint zu dieser Zeit die Anlage des Rückenauswuchses (*rf*), der der späteren Amme als hohler, kurzer Zapfen von verdicktem Ektoderm aufsitzt.

Das Nervensystem.

Wir fassen zunächst die Veränderungen am Vorderabschnitt ins Auge. Wie erwähnt, wird die grubenförmige Einsenkung des Ektoderms, in welcher ich den Neuroporus zu erblicken glaube, mit zunehmendem Alter der Larve flacher, bis sie ganz verschwindet. Schon auf dem Stadium Taf. XIII, Fig. 1 (*np*) läßt sich nur noch eine ganz leichte, median gelegene Vertiefung erkennen. Der Porus selbst ist längst durch Ueberwachsen der äußeren Ektodermschicht verschlossen worden, also ebenso wie bei Ascidien, bevor die Mundöffnung zum Durchbruch gelangt ist. Auch die vordersten Zellreihen des Nervenrohres haben sich jetzt scharf gegen ihre Umgebung abgegrenzt. Mesodermelemente sind hier nicht nur seitlich, sondern auch dorsal aufgetreten (Taf. XI, Fig. 5) und drängen den Anfangsteil des Rohres vom Ektoderm ab, so daß es, leicht nach unten gekrümmt, in die dorsale Wand der Pharyngealhöhle, nahe der Mundöffnung, eingesenkt erscheint. Der feine Kanal besteht, wie Querschnitte (Taf. XIII, Fig. 5) zeigen, unverändert fort, er wird jedoch, wie sich ergeben wird, bedeutend später zum Flimmerkanal. Ulianin (1884), der, wie ich ausführte, in den jüngsten Larven wohl die Anlage der Pharyngealhöhle für das Nervensystem gehalten haben dürfte, betrachtet diesen Kanal demgemäß als eine sekundäre Bildung (S. 58). Ich konnte in einem Falle auf diesen frühen Stadien eine abnorme Entwickelung des Vorderabschnittes insofern konstatieren, als das Nervenrohr kurz vor seiner Ausmündung eine Strecke weit sich ventral breit in die Pharyngealhöhle öffnete (Taf. XII, Fig. 16). Diese Beobachtung ist vielleicht deshalb nicht ganz ohne Interesse, weil auch Seeliger (1885, S. 28) bei *Clavelina* Aehnliches beschreibt. Dort erfolgt der Durchbruch der Mundöffnung näher dem Neuroporus als bei *Doliolum*, so daß also in jenem anormalen Falle infolge eines verspäteten Verschlusses das Nervenrohr in die Mundöffnung ausmündet.

Was den hinteren Abschnitt des Nervensystems anlangt, so konnte ich ihn an den jüngsten Larven, wenig deutlich von dem mittleren abgesetzt, bis über die Kloakaleinstülpungen hinaus nachweisen (Taf. XII, Fig. 10). Mit seinem Querschnitt nimmt bei fortschreitender Entwickelung, wie es scheint, auch seine Länge ab, indem er einer Reduktion verfällt, welche von hinten nach vorn zu fortschreitet. Gleichzeitig wird er, wie auch Ulianin beobachtete, von der nunmehr unpaaren Kloakaleinstülpung nach unten, ins Innere des Körpers verdrängt, d. h. er gerät zwischen die Kloakalsäcke und das Entodermrohr, wo er uns auf Querschnitten fest eingekeilt entgegentritt (Taf. XII, Fig. 18—22). Welche Aufgabe fällt nun diesem hinteren Abschnitt zu?

ULIANIN (1884, S. 53, 54) bezeichnet ihn als „Nervus branchialis“ und sieht also in ihm den Nerven, „der zur Kiemenlamelle geht“. Ferner homologisiert er ihn (S. 68) mit „dem hinteren, im Schwanze der Ascidienlarve verlaufenden Nervenstrange“. Dieser „Nervus branchialis“ nimmt darum auch, wie ULIANIN ausführt, in dem späteren peripheren Nervensystem eine besondere Stellung den übrigen Nerven gegenüber ein, da er „aus der embryonalen Nervensystemanlage, aus der auch das Ganglion sich entwickelt“, direkt hervorgeht, während jene alle sekundär aus dem Ganglion hervorwachsen (S. 33).

Meine Beobachtungen gestatten mir nicht, dieser Deutung des hinteren Gehirnabschnittes als „Nervus branchialis“ beizupflichten. Gegen diese Deutung spricht vor allem das Verhältnis der sich differenzierenden Muskelreifen zu seinem Verlaufe. Ursprünglich liegt diese rückwärtige Verlängerung ganz ebenso wie das Ganglion selbst dorsal dem Ektoderm, ventral dem Darmrohr fest an, seitlich von Mesodermzellen umgeben (Taf. XII, Fig. 7). Später wird sie beim Austritt aus dem Ganglion vom Entodermrohr durch die Mesodermzellen abgedrängt (Taf. XII, Fig. 17), aus denen sich der 5. Muskelreifen differenziert (Taf. XIII, Fig. 1), so daß dieser also unter dem Nervenstrange verläuft, während weiter nach hinten sich bereits kurze Zeit vorher Mesoderm auch oberhalb dieses hinteren ganglionären Abschnittes angesammelt hatte (Taf. XII, Fig. 8), welches ihn vom dorsalen Ektoderm trennt. Es sind die Anlagen des 6. und 7. bis 9. Muskelreifens (Taf. XI, Fig. 5), die demnach oberhalb jenes „Nervus branchialis“ verlaufen würden.

Untersucht man nun an Larven, welche bereits das periphere Nervensystem besitzen, oder an alten Ammen den Verlauf des zur Kieme ziehenden unpaaren Nerven in seinem Verhältnis zu den Muskeln, so zeigt sich die überraschende Thatsache, daß nicht nur der Kiemennerv, sondern auch das hintere dritte Nervenpaar oberhalb der Muskeln hinziehen (Taf. XV, Fig. 1), während alle vorderen Nerven der Amme und die gesamten peripheren Nerven der geknospten Generationen unter den Muskelreifen verlaufen. Daraus erhellt, daß die hintere larvale Verlängerung des Nervensystems, die bereits unter die Kloakeneinstülpung geraten war, nicht identisch sein kann mit dem „Nervus branchialis“, der noch über dem 5. und 6. Muskelreifen verläuft. Die merkwürdige Erscheinung des Verlaufs der hinteren Nerven bei den Larven, bezw. Ammen über den Muskeln läßt sich nur so erklären, daß die Entstehung dieser Nerven zu einer Zeit erfolgt, wo von dem hinteren ganglionären Abschnitt der Larve ein Stumpf noch oberhalb des 5. Muskelreifens persistiert, an welchen die Neubildung dann anknüpft. Wegen der außerordentlichen Zartheit der auswachsenden Nerven, die erst mit Sicherheit nachweisbar sind, wenn sie uns in ihrer ganzen Länge am Larvenkörper entgegentreten, lassen sich die Verhältnisse schwer und wohl nur an sehr reichem Material nachweisen. Weiter unten, bei Besprechung der Knospenentwickelung, wird sich zeigen, daß auch hier der von ULIANIN beobachtete „Nervus branchialis“ nicht existieren dürfte.

Obschon es mir, gleich ULIANIN, nicht gelang, den Verlauf eines Schwanznerven nachzuweisen, möchte ich doch mit SALENSKY (1895, S. 567) diesen hinteren ganglionären Abschnitt als homolog dem „Rumpfmark“ der Ascidienlarven („cordon ganglionnaire viscérale“ VAN BENEDEN und JULIN) ansehen. Vielleicht ist nur auf noch jüngeren Stadien die Fortsetzung in den Schwanz nachweisbar.

Wenn sich der vordere Abschnitt des ursprünglichen Nervenrohres später als Flimmerkanal in den Dienst der Nahrungsaufnahme stellt, der hintere, wie ich glaube, frühzeitig eine fast vollständige Rückbildung erfährt, so repräsentiert der mittlere den eigentlichen nervösen Teil, aus dem allein der Nervenknoten hervorgeht. Auf den jüngsten Stadien fließt dieser Abschnitt, ein wenig verdickt, in die anstoßenden ohne scharfe Absätze über. Mit der Verkürzung des Larvenkörpers erfolgt eine allmähliche Zunahme seines Querschnittes. Es erreicht jedoch das Ganglion infolge seiner wahrscheinlichen Entstehung aus einem Nervenrohre nie die imponierende Größe, durch welche das der jungen Knospen ausgezeichnet ist. Frühzeitig beginnen ventralwärts einige Zellen sich stärker vorzuwölben und bald scharf gegen ihre Umgebung abzusetzen zu jenem knopfförmigen Vorsprunge, der sogenannten „Hypophysis“ (Taf. XIII, Fig. 6). Sie entbehrt, wie gleich hervorgehoben sein soll, eines Lumens ebenso wie das Ganglion selbst, sowohl jetzt, als auch später bei der ausgebildeten Amme. Ihre Zellen lassen gleichfalls auf keiner Entwickelungsstufe histologische Unterschiede gegenüber den Ganglienzellen des Nervenknotens erkennen. Ich kann somit Ulianin (1884, S. 28, 29, 54) nicht beistimmen, wenn er den „Zapfen des Nervenganglions“ im Innern hohl sein und durch eine „hohle, breite Röhre“ mit der Flimmergrube kommunizieren läßt. Auf keinem Schnitte durch das Ganglion irgend eines Stadiums habe ich einen Hohlraum nachzuweisen vermocht, es müßte denn die Konservierung ihn zum Verschwinden gebracht haben.

Infolge der beträchtlichen Dickenzunahme des mittleren Abschnittes und der Ausbildung der Hypophysis wird der anliegende Teil der dorsalen Pharyngealhöhlenwand nach unten vorgewölbt und stark gedehnt. Es erscheint daher besonders auf späteren Stadien der Nervenknoten mit seiner Hypophyse wie in einem dünnwandigen Säckchen aufgehängt (vergl. Taf. XIII, Fig. 2, 4). Nachdem die Abrundung nach hinten vollzogen ist, sehen wir die ersten peripheren Nerven als feinste, wenig oder garnicht verzweigte Aestchen aus ihm hervorwachsen. Ueber die zeitliche Aufeinanderfolge ihrer Differenzierung liegen Beobachtungen weder von Grobben noch von Ulianin vor. Auf dem Taf. XIII, Fig. 2 abgebildeten Stadium konnte ich Nervenästchen zum ersten Male verfolgen, und zwar den ersten paarigen Nerven (*n'*), welcher bereits in seine zwei Aeste gespalten ist. Der vordere zieht an der oberen Körperseite bis zum 1. Muskelreifen nach vorn, der hintere steigt im 3. Intermuskularraume nach unten bis in die Nähe des Endostyls, wo er scheinbar zunächst den 3. Muskelreifen innerviert. Auf einem etwas jüngeren Stadium als dem in Taf. XIII, Fig. 4 abgebildeten hat sich zu diesem der zweite paarige Nervenstamm (*n''*) hinzugesellt. Er verläuft im 5. Intermuskularraume bis in die halbe Körperhöhe und endet dort in einer Sinneszellengruppe, deren Anlage ich bereits deutlich erkennen konnte. Ob nun die Gruppe von Sinneszellen, in welche der hintere Ast des eben erwähnten ersten Nervenpaares eintritt, bereits differenziert war oder nun erst folgt, will ich dahingestellt sein lassen. Sicher aber ist, daß jetzt von diesem Aste jener Zweig sich abspaltet, welcher das spätere „Gehörorgan“ der Amme (*go*) innerviert. Auf seine Entstehung soll sogleich eingegangen werden. Nachdem anscheinend etwa zu gleicher Zeit der unpaare Kiemennerv (*kn*) und der Hauptstamm des dritten Nervenpaares (*n'''*) entstanden sind, die beide, wie bemerkt, sonderbarerweise oberhalb der Muskelreifen hinziehen (Taf. XV, Fig. 1), dürften als letzte der vordere unpaare Nerv (Taf. XV, Fig. 1 *un*) und die beiden feinen Aeste folgen, welche neben ihm eine Strecke weit herlaufen und an die Flimmerbänder herantreten (vergl. Taf. XV, Fig. 2 *fn*).

Die Bildung des „Gehörorgans“ bei den Larven von *D. denticulatum*, das, wie bekannt, unpaar, im 3. Intermuskularraume etwa in halber Körperhöhe gelegen ist (Taf. XV, Fig. 1 und 2), beginnt damit, daß an der bezeichneten Stelle Epithelzellen, die bereits durch dichteres Plasma ausgezeichnet sind, sich radiär um einen Mittelpunkt gruppieren (Taf. XIII, Fig. 4). Sie gleichen jetzt völlig den Zellen, welche sich zu Sinneszellen umbilden, nehmen aber den Charakter der ausgebildeten Sinneszellen nie an. Nur eine kleine Anzahl, proximal vor jenen gelegen, differenziert sich zu den Sinneszellen, welche auch bei der ausgebildeten Amme neben der Otolithenblase liegen (Taf. XV, Fig. 1). Die Anlage derselben vertieft sich nach der Mitte schüsselförmig (Taf. XI, Fig. 7). Gleichzeitig treten winzige, stark lichtbrechende und äußerst intensiv sich färbende Tröpfchen auf, von denen die größeren alsbald zusammenfließen, um den Otolithen zu bilden (Taf. XI, Fig. 8). Er erscheint somit als Ausscheidungsprodukt aller jener vertieften Zellen. Bald schließen die Ränder der Vertiefung zusammen, so daß die Gehörblase nur noch durch einen engen Halskanal mit den übrigen Epithelzellen in Verbindung steht (Taf. XI, Fig. 9). Die Zellen der Blase haben sich abgeflacht und gestreckt. Nur am Grunde gegenüber dem Otolithen liegen noch einige hohe Zellen, in welche der Nerv einzutreten scheint. Eine analoge Entwickelung des Organes wurde auch von KEFERSTEIN und EHLERS (1861, S. 62) und von GROBBEN (1882, S. 28) bei *D. denticulatum* beobachtet, von ULIANIN (1884, S. 57) auch für *D. Gegenbauri* als wahrscheinlich angenommen. Für *D. Mülleri* hat derselbe Forscher (S. 56, 57) eine kompliziertere Bildung beschrieben, deren Eigentümliches darin bestehen dürfte, daß der Otolith von einer Zelle gebildet wird und „zeitlebens auf der Oberfläche der Epidermis in einer kleinen napfförmigen Vertiefung“ liegen bleibt. Wir haben somit wohl in dem „Gehörorgan“ von *D. Mülleri* eine niedere Stufe der Ausbildung vor uns, da es zur Entstehung einer geschlossenen Blase nicht kommt, wie denn überhaupt *D. Mülleri* gegenüber *D. denticulatum* z. B. eine phylogenetisch ältere Form repräsentieren dürfte, wie schon GROBBEN (1882) ausführte. Die Bildung, besonders aber die Struktur der Sinneszellen, wurde außer von Ussow (1876) neuerdings auch von GROBBEN (1882, S. 11) und von ULIANIN (1884, S. 35, 55) eingehend studiert. Ich möchte dem nur die eine Bemerkung hinzufügen, daß nämlich ihre Differenzierung aus dem Hautepithel oft außerordentlich früh erfolgt. Größer als die umgebenden Hautzellen und durch dichteres Plasma ausgezeichnet, lassen sie sich dann leicht erkennen. Allein ihre charakteristische Struktur, den hufeisenförmigen Kern mit der davor gelegenen Vakuole, erhalten sie sehr spät, zu der Zeit erst, wenn die junge Amme der „Eihülle“ entschlüpft ist.

Wenn wir zur Zeit des Austrittes der peripheren Nerven die ganze Masse des Ganglions aus lauter gleichgestalteten Zellen mit großen, chromatinreichen Kernen bestehend antreffen, so begegnen wir erst gegen Ende der Larvenentwickelung der „Punktsubstanz“ im Innern des Ganglions, die dann von einer oder mehreren peripheren Lagen von Ganglienzellen umhüllt wird.

Die Kloakalhöhle.

In seinen „Études sur les Appendiculaires“ (1872) macht FOL in einer Fußnote (p. 450) die Bemerkung: „Chez ce dernier genre (*Doliolum*) aussi j'ai observé la formation de deux invaginations dorso-latérales de l'ectothélium“, und ferner: „Cette cloaque (die der Ascidien) est donc strictement comparable à celle du *Doliolum*“. Nach ULIANIN dagegen entsteht (1884, S. 58)

die Kloakalhöhle als einfache, unpaare Einstülpung des Ektoderms, welche rasch ins Innere des *Doliolum*-Körpers hineinwächst, bis deren Boden sich dem der Pharyngealhöhle anlegt. Er zieht daraus (S. 76) den Schluß, daß „die Kloakalhöhle von *Doliolum* nicht dem Atrium der Ascidien homolog ist". Ihm schließt sich, gestützt auf eigene Beobachtungen, Salensky (1895, S. 583) an. So stehen sich also in dieser wichtigen Frage die Behauptungen ausgezeichneter Forscher gegenüber.

Ich will nun versuchen, meine Beobachtungen darzulegen. Die Entstehung der sogenannten Kloakalhöhle hebt auf sehr frühen Larvenstadien an. An solchen lassen sich etwa gegenüber dem ventral gelegenen Mesodermzellenhaufen zwei dorsolaterale, sanft rinnenförmige Vertiefungen des Ektoderms nachweisen, welche der Längsachse des Körpers parallel verstreichen (Taf. XII, Fig. 9). Die eine von beiden, gewöhnlich die linke, scheint in der Ausbildung der anderen etwas vorauszueilen. Sie erscheint auf Querschnitten meist etwas tiefer (Taf. XII, Fig. 22). Diese beiden seitlichen Einfaltungen dringen nunmehr, indem sie sich ventralwärts vertiefen, nach vorn zu ins Innere des Larvenkörpers vor, dem Entodermrohre entlang. Aus den zwei Längsrinnen sind zwei ektodermale Taschen entstanden, welche vorläufig eines Lumens noch entbehren. Eine Querschnittserie durch die Region der Einstülpungen soll die Verhältnisse illustrieren. Verfolgen wir die Schnitte von hinten, wo die Einfaltung anhebt, so sehen wir sie auf Taf. XII, Fig. 21 bereits ausgebildet, links weiter fortgeschritten als rechts. Sie hat sich vertieft auf dem Taf. XII, Fig. 20 dargestellten Querschnitt, welcher drei 3 μ dicke Schnitte vor jenem liegt. Noch weiter ventralwärts und nach vorn am Entodermrohr entlang vorgedrungen, lassen die Schnitte Taf. XII, Fig. 19 die Einstülpungen erkennen. Gleichzeitig erscheinen die lateralen Einstülpungsränder nach der dorsalen Mediane zu vorgerückt; mit anderen Worten: die bis dahin jederseits getrennt nach außen mündenden Einfaltungen gelangen bei ihrem Vordringen allmählich unter die Epidermis, wo sie, durch einen dorsomedianen Spaltraum vereinigt und von der Außenwelt abgeschlossen, Taf. XII, Fig. 18 zeigt. Der Rücken einer Larve, an dieser Stelle betrachtet, zeigt Konturen, die etwa das Bild einer Brille vortäuschen könnten. Nunmehr kommt es zum allmählichen Verschluß der lateralen Einstülpungsöffnungen. Ihre äußeren Ränder rücken successiv nach der dorsalen Mittellinie zu vor, mit ihnen natürlich auch die Mündungen der Hohlräume selbst, bis letztere zu einer unpaaren medianen Oeffnung zusammenfließen. Daß dabei auch die schlitzförmigen Lumina der lateralen Taschen in einem eben gebildeten medianen Hohlraume vereinigt werden, braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden. Die gemeinsame Oeffnung der Hohlräume, anfangs schlitzförmig, bildet sich unter gleichzeitiger Vorwölbung ihrer Ränder bald zu einer elliptischen und schließlich kreisförmigen um. Sie führt uns nunmehr durch einen allseitig geschlossenen medianen Hohlraum, dessen Boden als Epidermis eben noch frei zu Tage lag, hinab in die lateralen Taschen. Diese liegen ihrerseits dem zu dieser Zeit noch ungegliederten Darmtraktus fest an und verengen bei Ausbildung ihrer Lumina dessen elliptischen Hohlraum so merklich, daß er schließlich völlig geschwunden erscheint (Taf. XIII, Fig. 9). Sie tragen ferner dazu bei, am vorderen Abschnitt dieses nunmehr soliden Zellzapfens jenen verjüngten Teil herauszumodellieren, der später den Oesophagus abgiebt. Hier legen sich auch die paarigen kloakalen Divertikel in ihrer ganzen vorderen Begrenzung der Hinterwand der Pharyngealhöhle lückenlos an, welche ihrerseits zu beiden Seiten der Mittellinie sich jenen entgegenwölbt (Taf. XIV, Fig. 1).

Wenn wir die eben geschilderten Vorgänge überblicken, welche sich am Hinterabschnitt des Larvenkörpers abspielen, so wird es nicht schwer fallen, sich über deren Bedeutung klar zu werden. Es kann kein Zweifel sein, daß die ganze Entwickelung analog derjenigen verläuft, welche bei Ascidienembryonen zur Bildung des Peribranchialapparates hinführt. Es sei gestattet, bei der Wichtigkeit des Gegenstandes etwas genauer auf diese Verhältnisse einzugehen.

Es steht zunächst nach den übereinstimmenden Befunden von KOWALEWSKY (1871), SEELIGER (1885 und 1893), LAHILLE (1890), WILLEY (1893) und SALENSKY (1894 und 1895) fest, daß die Peribranchialsäcke inkl. der Kloake bei Ascidienembryonen rein ektodermale Bildungen sind. Diesen Autoren stehen METSCHNIKOFF (1868) und VAN BENEDEN und JULIN (1885 und 1887) gegenüber, welche eine ausschließliche bezw. teilweise Beteiligung des Entoderms annehmen, die aber eben von den genannten neueren Forschern nicht bestätigt worden ist. SALENSKY (1895), der auf Grund eigener Untersuchungen und unter Berücksichtigung der Litteratur auch den Peribranchialraum der Ascidienembryonen einer allgemeinen, vergleichenden Betrachtung unterzieht, schreibt S. 577: „Die Vorgänge, die sich in diesen Einstülpungen abspielen, sind von zweierlei Art. Einerseits wachsen sie zu beiden Seiten des Pharyngealsackes aus, legen sich der Wand des letzteren an und brechen in die Pharyngealhöhle oder in deren Ausstülpungen mittels der sogenannten Kiemenöffnungen durch. Andererseits verschmelzen sie auf der Rückenseite des Embryos zur Kloakalhöhle, welche später durch die Kloakalöffnung nach außen durchbricht." Nach ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge unterscheidet SALENSKY auf Grund seiner Untersuchungen an *Diplosoma Listeri* (1894) und *Didemnum niveum* (1895) folgende wichtige Stufen (1895, S. 581): 1) Bildung und Verschluß der peribranchialen Einstülpungen; 2) Bildung der Kiemenrohre (Aussackungen der Pharyngealhöhle, welche jenen entgegenwachsen), ihre Verwachsung mit den Peribranchialsäcken und Durchbruch in diese hinein durch die primären Kiemenspalten; 3) Verwachsung der Peribranchialsäcke auf der dorsalen Seite des Embryos und Entstehung der Kloakalhöhle; 4) Bildung der Kloakaleinstülpung, ihr Verwachsen mit der Kloakalhöhle und Durchbruch ins Innere derselben, wodurch die Kloakalöffnung entsteht."

Es gilt diese Reihenfolge für die von SALENSKY untersuchten Formen der Synascidien. Die Embryonen der einfachen Ascidien, z. B. von *Clavelina*, weichen nach SEELIGER (1885, S. 38 ff.; 1893, S. 368 ff.) und WILLEY (1893, S. 338 ff.), wie SALENSKY auch hervorhebt, davon ab, und zwar in Bezug auf die Entstehung der Kloakalöffnung. Während bei den genannten Synascidien, wie aus obigem Schema hervorgeht, der Einstülpung der peribranchialen Säcke ihr Verschluß unmittelbar nachfolgt, die Kloakalöffnung viel später aber, unabhängig davon, als selbständige Neubildung auftritt, entsteht sie bei *Clavelina* z. B. aus der Vereinigung der beiden dorsolateralen Mündungen der peribranchialen Taschen[1]). Ihr parallel geht ein Zusammenfließen der letzteren zum einheitlichen Peribranchialraum, der Kloakalhöhle (im engeren Sinne), die nun durch die bereits vorhandene Kloakalöffnung nach außen ausmündet.

Ein Vergleich mit *Doliolum* zeigt deutlich, daß die Vorgänge bei der Bildung seiner „Kloakalhöhle" einen fast vollständigen Parallelismus zu denen aufweisen, welche sich bei *Clavelina* z. B. abspielen. Charakteristisch für *Doliolum* ist dabei ebenso wie für die einfachen Ascidien,

1) VAN BENEDEN und JULIN geben dagegen auch für *Phallusia* (1885) und für *Clavelina* (1887) dieselbe Neubildung der Kloakalöffnung an, wie sie für Synascidien gilt. SEELIGER und WILLEY bestreiten stark diese Beobachtungen.

daß die Kloakalöffnung aus dem Zusammenfließen der ursprünglich getrennten, lateralen Mündungen hervorgeht.

Wir dürften demnach wohl berechtigt sein, die sogenannte Kloakalhöhle von *Doliolum* als homolog anzusehen dem Peribranchialapparat der Ascidienembryonen, eine Thatsache, welche, wie bemerkt, schon Fol (1872) aussprach, die nach ihm aber fortgesetzt bestritten wurde. Entscheidend für diese Auffassung bleibt vor allem das ursprüngliche Auftreten zweier dorsolateraler Einstülpungen, welche nichts anderes als die beiden primitiven Peribranchialsäcke (Kloakenbläschen) repräsentieren und homolog sind sowohl den Atrialgängen der Appendicularien, als auch den Peribranchialtaschen der Ascidienembryonen und des Cyathozooids von *Pyrosoma*[1]). Aus dem mediodorsalen Zusammenfließen der beiden getrennten Einstülpungen geht der Peribranchialraum, die Kloakalhöhle (im engeren Sinne), ganz ebenso wie z. B. bei *Clavelina* hervor. Ihre Ausmündung, die Kloakalöffnung, besteht bereits in der Vereinigung der beiden seitlichen Oeffnungen. So werden Verhältnisse, welche bei den Appendicularien dauernd erhalten bleiben, also auch bei den *Doliolum*-Embryonen nur vorübergehend durchlaufen, ebenso wie bei den Embryonen der übrigen Gruppen des Tunicatenstammes.

Es wird sich weiter unten bei Besprechung der Knospenentwickelung zeigen, daß wir allen Grund haben, auch die „Kloakalhöhle" der geknospten Generationen von *Doliolum*, und, wie ich hinzufüge, von *Dolchinia*, als homolog anzusehen dem Peribranchialapparat der Ascidien- und *Doliolum*-Embryonen, was für *Anchinia* bereits von Barrois nachgewiesen wurde.

Das Entodermrohr.

Wie oben ausgeführt wurde, durchzieht es bereits auf den jüngsten Larvenstadien, welche mir zur Verfügung standen, mit elliptischem Lumen den Körper seiner ganzen Länge nach. Das Fehlen bei den Larven von *D. Mülleri* und die Entstehung der späteren Pharyngealhöhle samt dem Verdauungstraktus aus einer Ektodermeinstülpung, wie Ulianin (1884) angiebt, wurde schon als höchst wahrscheinlich irrtümlich zurückgewiesen.

Der Beginn der Ausgliederung des Vorderabschnittes zur Pharyngealhöhle spricht sich darin aus, daß in dem mittleren Teile des Rohres, dort, wo das Nervensystem infolge seiner Dickenzunahme einen Druck auf die dorsale Wand ausübt, zwei kurze seitliche Falten zur Ausbildung gelangen (Taf. XII, Fig. 6). Die übrigen Teile der Dorsalwand des vorderen Entodermrohres zeigen das gleiche Verhalten (Taf. XII, Fig. 7). Die seitlichen Divertikel vergrößern sich nun offenbar in der Richtung des geringsten Widerstandes, d. h. sie biegen nach unten um und zwängen sich zwischen Ektoderm und dem unteren Teile des Entodermrohres ein, letzteres komprimierend (Taf. XIII, Fig. 5, 6). Dadurch und infolge des kräftigen Wachstums am ventralen

1) Ob wir es auch bei den Salpenembryonen allgemein mit ursprünglich paarigen Einstülpungen zu thun haben, scheint noch nicht völlig entschieden zu sein. Während nach Todaro (1889) die Kloakalhöhle aus einer unpaaren Ektodermeinstülpung entstehen soll, lassen sie Salensky (1883) und Brooks (1893) bei *Cyclosalpa pinnata* aus einer paarigen Invagination hervorgehen. Heider (1895) beobachtete neuerdings wiederum ihre Entstehung bei *Salpa fusiformis* aus einer unpaaren ektodermalen Einstülpung, welche aber von der unteren, der Placenta zugewandten Fläche vordringt.

Boden kommt die Endostylrinne zu stande (*end*). Ihre inneren Ränder liegen noch fest aufeinander. Die seitliche Einfaltung schreitet nach hinten fort, bis ihr Stillstand geboten wird durch die beiden Peribranchialsäcke samt ihrer dorsalen Vereinigung, der Kloakalhöhle (im engeren Sinne) (Taf. XIII, Fig. 1). Diese Einstülpungen haben zu jener Zeit bereits den hinteren Teil des ungegliederten Entodermrohres, den Magenabschnitt, in seinem mittleren Teile völlig umwachsen und ihn bis zum Schwund seines Lumens komprimiert (Taf. XIII, Fig. 8). Der vorderste Teil desselben wird jetzt seitlich umwallt von der Hinterwand der Pharyngealhöhle (Taf. XIV, Fig. 1). Hier erfolgt später der Durchbruch der Kiemenspalten. So kommt es, daß der spätere Oesophagus immer etwas aus der Kiemenwand gegen die Pharyngealhöhle vorspringt (vergl. Taf. XIV, Fig. 13 u. a. m.). Nachdem der Ausfaltungsprozess nach hinten zum Stillstand gekommen ist, sehen wir jederseits in dem hinteren Winkel der Pharyngealhöhle eine solide Ausstülpung nach der Bauchseite zu vordringen (Taf. XIII, Fig. 1). Es sind jene Zapfen (*phs*), welche als Abkömmlinge der Pharyngealhöhle in die Stoloanlage eingehen (Taf. XIII, Fig. 7).

Somit ist die Differenzierung des ursprünglich ungegliederten Entodermrohres in zwei distinkte, aber zusammenhängende Abschnitte vollzogen, von denen sich der vordere in den Dienst der Respiration und Nahrungsaufnahme stellt, der hintere nur den eigentlich verdauenden Abschnitt repräsentiert. Es ist die erweiterte Pharyngealhöhle mit ihrer ventralen Einfaltung, dem Endostyl, und sodann der Darmtraktus, der als verengter Endabschnitt des ursprünglichen Entodermrohres erscheint. Die Grenze zwischen beiden Teilen wird markiert durch die Ventralausstülpung des vorderen, der Pharyngealhöhle, welche den Stolo aufbauen hilft. Höchst wahrscheinlich knüpft hier in der ventralen Mediane auch die Bildung des Herzens an.

Die Kieme.

Wenn wir uns nach der Besprechung der Entwickelung der Kloakalhöhle und der Ausgliederung des Entodermrohres zur Pharyngealhöhle, der Bildung der Kieme zuwenden, die ja das Produkt der Vereinigung beider Höhlen darstellt, so sei zunächst bemerkt, daß wir von den früheren Autoren darüber nur die Bemerkung besitzen, sie gehe aus einer Verschmelzung der Böden beider Hohlräume hervor. Da nun nach ULIANIN (1884) die Pharyngealhöhle aus einer ektodermalen Einstülpung hervorgehen soll, so würde bei den *Doliolum*-Larven ein Verhalten verwirklicht sein, welches in der Embryonalentwickelung keiner anderen Tunicatenform seinesgleichen fände, insofern nämlich die Kiemenspalten zwei ektodermale Zellwände durchbrächen, von ihrer Bildung also das Entoderm vollständig ausgeschlossen wäre, eine Thatsache, welcher schon SEELIGER (1885, S. 109) sich skeptisch gegenüberstellte. Auch SALENSKY (1895, S. 597) scheint Zweifel bezüglich des rein ektodermalen Kiemendarmapparates der *Doliolum*-Embryonen zu hegen. Wie sich zeigte, dürfte dieser sonderbare Befund auch nicht den Thatsachen entsprechen.

Wir bemerkten, daß auf dem Taf. XIII, Fig. 1 abgebildeten Stadium die gegeneinander gerichteten Wände der Pharyngeal- und Kloakalhöhle sich innig berühren (Taf. XIV, Fig. 1). Infolge des kräftigen ventralen Vordringens der Peribranchialtaschen kommt hier (ventral) die Ausfaltung der Pharyngealhöhle eher zum Stillstand als dorsal, wo die Kloakalhöhle schließlich ein Hindernis bietet. So kommt die von hinten-oben nach unten-vorn schräg gestellte Doppel-

wandung zwischen beiden Höhlen zu stande, welche von Kiemenspalten durchbrochen wird. Wie erwähnt, erscheint die Hinterwand der Pharyngealhöhle keineswegs eben, sondern zu beiden Seiten der Mediane gegen die Peribranchialsäcke (*pr*) ausgebaucht (Taf. XIV, Fig. 1), die sich ihrerseits den Aussackungen (*kr*) fest anlegen, um bald von Kiemenspalten durchbrochen zu werden. Es sind offenbar jene „deux culs-de-sac correspondants du pharynx", von welchen Fol (1872, S. 450, Anmerk.) spricht. Ich werde weiter unten auf sie zurückzukommen haben. Bezüglich der Zeit der Entstehung von Kiemenspalten sei nur bemerkt, daß darin die *Doliolum*-Larven sowohl von den Embryonen der einfachen, als auch der zusammengesetzten Ascidien abweichen. Sie brechen bei *Didemnum* z. B. durch, bevor die Kloakalhöhle gebildet ist, etwa zu gleicher Zeit mit dem Verschluß der peribranchialen Einstülpungen (Salensky 1894, S. 522). Bei den einfachen Ascidien, z. B. bei *Clavelina*, erfolgt der Durchbruch schon, noch ehe das Zusammenfließen der seitlichen Mündungen beendet ist (Seeliger 1885, S. 39; 1893, S. 372 ff.). Die sogenannte Kloakalhöhle von *Doliolum* dagegen ist völlig ausgebildet, bevor die ersten Kiemenspalten sich anlegen.

Mit ihrer Entstehung gehen jedoch andere Bildungen Hand in Hand. Ihrer sei zuerst gedacht. Wenn bis dahin die beiden Wände, bezw. deren Vorwölbungen, fest aneinander liegen, so ändert sich mit fortschreitender Entwickelung dieses Verhalten dahin, daß an bestimmten Stellen die Lamellen sekundär wieder auseinanderweichen (Taf. XIV, Fig. 2), indem sich jede der beiden konvex vorwölbt, ohne daß dadurch die Zellgruppierung eine wesentlich andere würde. Das Resultat dieser teilweisen Trennung der verlöteten Wände ist die Entstehung von Spalträumen (*bb*) zwischen beiden. Mit ihr alterniert eine wohl zu unterscheidende Trennung der Zellen an den bisher noch fest verlöteten beiden Wänden. Der Erfolg ist eine Perforation beider Wände (Taf. XIV, Fig. 2 *ks*), welche dadurch zu stande kommt, daß sowohl die Ektodermzellen der Kloakal-, als auch die Ektodermzellen der Pharyngealwand zu einer feinen kreisförmigen Durchbruchsöffnung auseinanderweichen. Die Durchbruchspforte ist dann an der pharyngealen Seite von Entoderm, an der entgegengesetzten kloakalen (peribranchialen) von Ektodermzellen gleichmäßig begrenzt. Um diese zunächst noch kreisförmigen „Kiemenspalten" ziehen jene Lumina, welche durch das Auseinanderweichen der Wände entstanden sind. Sie stellen nichts anderes als Spalträume der primären Leibeshöhle, die späteren Blutbahnen, dar. Die besprochenen Verhältnisse lassen sich an den bezeichneten frontalen (horizontalen) Längsschnitten leicht verfolgen. Taf. XIV, Fig. 2 zeigt einen Frontalschnitt durch die Taf. XIII, Fig. 2 abgebildete Larve, noch dorsal vom Oesophagus geführt. Die Wände der Pharyngeal- und Kloakalhöhle sind sekundär auseinandergewichen, Blutbahnen (*bb*) bildend. Die 1. Kiemenspalte (*ks*) stellt die Kommunikation zwischen beiden Höhlen dar. Einen weiter ventralwärts durch die 2. Kiemenspalte geführten Frontalschnitt giebt Taf. XIV, Fig. 3 wieder. Er hat Oesophagus (*ös*) und Enddarm (*ed*) getroffen. Da, wie erwähnt, die Pharyngealhöhle zu beiden Seiten des Oesophagus nach hinten vordringt (*kr*) — sie hat ihn von drei Seiten nahezu vollständig umfaßt — liegt das 2. Kiemenspaltenpaar weit zurück, neben der distalen Wand des Oesophagus. Blutbahnen erscheinen nicht nur zwischen den inneren Rändern der Spalten gebildet, sondern auch an ihren Außenseiten. Frontalschnitte, welche den Durchbruch von Kiemenspalten nicht getroffen haben, belehren uns über das Zustandekommen dieser schlitzartigen Hohlräume. Es resultiert daraus, daß die Peribranchialsäcke einerseits und die Aussackungen der Pharyngeal-

höhle andererseits sich in der Horizontalen übereinander hinwegschieben, förmlich ineinander legen. (Man denke sich Taf. XIV, Fig. 3, Pharyngeal- und Kloakalhöhle geschlossen.) Wenn nun der Durchbruch erfolgt — und das geschieht scheinbar immer ganz gesetzmäßig senkrecht zu der Aneinanderlagerung (vergl. Taf. XIV, Fig. 3) — trennen sich beide Wände an der Außenseite der Perforation wieder, um einen schlitzartigen Raum der Leibeshöhle (*lh*) zwischen sich zu fassen. Weiter ventralwärts (Taf. XIV, Fig. 4) finden wir die peribranchialen Säcke (*pr*) zwischen Magen (*mg*) und die entgegengesetzt gerichteten Ausstülpungen der Pharyngealhöhle (*kr*) mächtig vorgedrungen, wie es ihrer Genese entspricht. Während vorher, mehr dorsal, der Oesophagus von vorn fast vollständig durch die hintere Pharyngealwand umfaßt wird, umgreifen den Magen nunmehr die Peribranchialsäcke von hinten her auf drei Seiten. Sie haben endlich Taf. XIV, Fig. 5 die Pharyngealhöhle völlig aus der Region des Darmtraktus verdrängt. Der Durchbruch der 4. Kiemenspalte erfolgt daher vor ihm, neben der Mundrinne (*mr*), deren Differenzierung sich in der Ausbildung hoher Prismenzellen kundgiebt.

Die weiteren Veränderungen am Kiemenapparat kommen darin zum Ausdruck, daß das System der Blutbahnen erweitert und in vollständige Kommunikation zu dem dorsalen und ventralen Teil der Leibeshöhle gesetzt wird. Wir sehen ferner, wie die Zellen der pharyngealen und kloakalen Wände sich abflachen (Taf. XIV, Fig. 6, 7). Nur im Umkreis der Kiemenspalten erhält sich zunächst noch ein Epithel hoher Prismenzellen, deren Umbildung zu langgestreckten Flimmerzellen die definitive Gestaltung der Kiemenspalten anzeigt.

Bekanntlich wird die Kiemenlamelle der *Doliolum*-Larve, bezw. der Amme, nur von vier Spaltenpaaren durchbrochen, welche alle auf die eben geschilderte Weise durch Perforation entstehen, und zwar hebt, wie auch bei *Clavelina* z. B. und bei *Pyrosoma*, die Bildung im dorsalen Teil der Kiemenlamelle an, um von da rasch nach dem ventralen fortzuschreiten. Ihre Vergrößerung geschieht, wie das GROBBEN (1882, S. 17) zuerst ausführlich dargelegt hat, von Wachstumspunkten aus, welche in den beiden Winkeln jeder Spalte gelegen sind.

Wir hatten die „Kloakalhöhle" von *Doliolum* als homolog dem Peribranchialapparat der Ascidienembryonen kennen gelernt. Mit der Entstehung jenes Raumes ist die Bildung der Kiemenlamelle aufs innigste verknüpft. Es entsteht nun naturgemäß auch die Frage nach ihrer Homologie. Folgt diese überhaupt ohne weiteres bei der engen Beziehung beider Organe aus der Homologie des ersteren oder nicht?

Nach ULIANIN (1884), der die Kloakalhöhle als nicht vergleichbar dem „Atrium" der Ascidien ansah, würde jene Frage zu verneinen sein, zumal die Pharyngealhöhle ja auch ektodermaler Entstehung sein sollte. SALENSKY (1895) schließt sich ULIANIN in der Auffassung der Kloakalhöhle an und kommt somit zu dem Schluß (S. 490): „Eine solche Kieme (die von *Doliolum*) ist weder ihrer Entstehung, noch ihrer Lage nach der Kieme der übrigen Tunicaten homolog und muß als sekundäres Organ betrachtet werden."

Um die Frage zu entscheiden, sei zunächst bemerkt, daß die Angaben der Autoren über die Bildung der Kiemenspalten bei Ascidienembryonen ziemlich widersprechend lauten, sowohl was die Zahl der primären Spalten anlangt, als auch bezüglich der Art ihrer Vermehrung zu den sogenannten sekundären. Wie dem im einzelnen auch sein möge, so scheint doch zweierlei festzustehen. Es bilden sich primäre Kiemenspalten durch Perforation, und sie vermehren sich

entweder wiederum nur durch neue, selbständig auftretende Durchbrechungen, oder aber durch Teilung der vorhandenen Spalten. Wie erwähnt, sind die 4 Spaltenpaare bei *Doliolum* aus 8 nahezu gleichzeitig erfolgten Perforationen hervorgegangen. Eine Vermehrung erfolgt bei den Larven bezw. Ammen bekanntlich nicht, obgleich eine wesentliche Vergrößerung der Lamelle auf späteren Entwickelungsstadien stattfindet. Dagegen werden in den Knospen fortgesetzt neue Spalten gebildet, und zwar dann nur durch neue Durchbrüche, niemals durch Teilung der vorhandenen. Die Vorgänge in den *Doliolum*-Larven scheinen sich wiederum eng an die bei *Clavelina* anzuschließen, wo nach Seeliger (1885, 1893) und Willey (1893) sämtliche Kiemenspalten aus selbständigen Perforationen ihre Entstehung nehmen. Mit demselben Rechte aber, mit welchem man die Kiemenspalten von *Clavelina* mit denen der übrigen Ascidien homologisiert, mögen sie durch Teilung oder Perforation entstanden sein, wird man die von *Doliolum* ebenfalls als jenen homologe Bildungen ansehen dürfen, wenn man dabei berücksichtigt, daß die „Kloakalhöhle" von *Doliolum* homolog ist dem Peribranchialapparat der übrigen Tunicaten.

Auf eins sei in diesem Zusammenhange noch hingewiesen. Nach Salensky (1895) entsteht der Peribranchialkiemenapparat der Tunicaten aus drei Anlagen: 1) aus den Peribranchialeinstülpungen, 2) aus den Kiemenrohren, 3) aus der Kloakaleinstülpung. Von diesen drei Bestandteilen soll *Doliolum* nur den letzteren, die Kloakaleinstülpung, besitzen. Aus ihr soll die gesamte Kloakalhöhle hervorgegangen sein. *Doliolum* „entbehrt sowohl der Peribranchialsäcke, als der Kiemenrohre, welche bei ihm nicht einmal angelegt werden" (Salensky 1895, S. 583). Daß die Peribranchialeinstülpungen ihm nicht fehlen, wurde schon nachgewiesen. Als „Kiemenrohre" bezeichnet Salensky wohl zum ersten Male die Aussackungen, welche vom Kiemendarme den beiden Peribranchialeinstülpungen sich entgegenwölben, mit ihnen verwachsen und die beiden primären Kiemenspalten bilden, welche ihrerseits den 2 Kiemenöffnungen der Appendicularien homolog sind. Entstanden sind jene Aussackungen des Kiemendarmes hauptsächlich unter dem Drucke, welchen die Peribranchialröhren auf die primäre Darmhöhle ausüben. Die Darmwand erscheint darum an dieser Stelle grubenförmig eingesenkt (Salensky 1894, S. 519).

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, wie die Hinterwand der Pharyngealhöhle bei *Doliolum*-Larven sich beiderseits der Mittellinie, den Peribranchialeinstülpungen entgegen, vorwölbt, nachdem die letzteren das primäre Darmrohr bis zum Schwund seines Lumens komprimiert haben (Taf. XIV, Fig. 1). Zur Zeit, wenn die Kiemenspalten durchbrechen, haben sich diese Ausstülpungen zu tiefen „konischen Aussackungen" (*ker*) umgebildet, die sich, wie frontale Längsschnitte zeigen, sogar seitlich über die Peribranchialsäcke hinwegschieben (Taf. XIV, Fig. 4). Diese Bildungen hat wohl auch Fol (1872, S. 450) mit den „deux culs-de-sac correspondants du pharynx" gemeint. Nach alledem steht wohl nichts im Wege, jene beiden Aussackungen der Pharyngealhöhle bei *Doliolum* als homolog den Kiemenrohren der Ascidienembryonen (nach Salensky) zu betrachten, womit also alle Konstituenten eines typischen Peribranchialkiemenapparates auch bei *Doliolum* gegeben wären.

Wir würden also dann jede der beiden Aussackungen in ihrer Totalität als je ein primäres Kiemenrohr im Sinne Salensky's anzusehen haben und kämen mit dieser Auffassung meines Erachtens Julin (1904, S. 548) sehr nahe, welcher im *Doliolum*, ebenso wie im *Pyrosoma*, eine

Tunicate erblickt, welche „pourvu d'une paire de fentes branchiales subdivisées". Alsdann hätten wir uns vorzustellen, wie JULIN auch für *Pyrosoma* ausführt, daß 2 ursprüngliche Kiemenlöcher (homolog denen der Appendicularien) in den Embryonen von *Doliolum* sekundär eine Vierteilung erfahren hätten. Dabei gehen wir natürlich von der Annahme aus, daß wir in den beiden Kiemenöffnungen der recenten Appendicularien ursprüngliche Verhältnisse erblicken, wie JULIN (1904), auch SEELIGER (1885, 1893), SALENSKY (1895) und andere thun, nicht aber mit WILLEY (1893) und KORSCHELT und HEIDER (1893, S. 1293 u. 1419) ihren Respirationsapparat als rückgebildet betrachten.

Die Pharyngealhöhle.

Wir hatten die Ausgliederung der Pharyngealhöhle bis zu dem Zeitpunkte verfolgt, wo nach Vereinigung ihrer Hinterwand mit den peribranchialen Höhlungen die Kiemenspalten zum Durchbruch gelangen. Es bleibt uns noch übrig, einige weitere Differenzierungen in ihrem Bereiche kurz zu streifen. Während sich das hohe Epithel mit zunehmendem Alter der Larve merklich abflacht, wird ein bandförmiger Komplex beider Seitenwände der Pharyngealhöhle, etwa im Bereiche des zweiten Intermuskularraumes, hiervon nicht betroffen. Er stellt die Anlage der Flimmerbänder dar, welche vom Vorderende des Endostyls zur Flimmergrube ziehen (Taf. XV, Fig. 1 *fb*). Anfangs breit und ziemlich gerade verlaufend, erscheinen sie bald relativ schmäler und mit geschweiften Konturen. Aus dem verbreiterten Abschnitt im Umkreise der Flimmergrube differenziert sich schließlich ihre spiralige Anordnung, die für die meisten Tunicaten charakteristisch ist. Das eben bezeichnete Verhalten treffen wir auch auf einer schmalen Strecke zwischen dem Hinterende des Endostyls und dem Oesophagus bei Bildung der Mundrinne (Taf. XIV, Fig. 1, 5 u. 7 *mr*) an. Die Umbildung dieser hohen Zellen zu einem Wimperepithel erfolgt, wie ULIANIN bereits angiebt, erst auf den letzten Stadien der Larvenentwickelung, wenn auch der Endostyl und Verdauungstraktus zu funktionieren beginnen. Dagegen finden wir den vordersten Abschnitt des Flimmerkanals, die Flimmergrube, schon lange vor dieser Zeit mit Wimpern ausgestattet und in die Pharyngealhöhle sich öffnend. Das Verbindungsstück des Kanals zwischen seiner Mündung und dem Ganglion zieht sich unter starker Abplattung seiner Zellen später lang aus und ist nie mit Wimpern ausgekleidet. Auf die definitive Gestaltung dieser Bildungen einzugehen, erübrigt sich deshalb, weil an der Amme sowohl, als auch besonders bei den geknospten Generationen, diese mehrfach beschrieben worden sind.

Nur einige allgemeine Bemerkungen seien noch bezüglich der Abstammung des Flimmerkanals hinzugefügt. Daß er bei *Doliolum*-Larven ein Abkömmling des Nervensystems, also ektodermaler Herkunft ist, ist nie bezweifelt worden. Es läßt sich bei ihnen auch besonders leicht verfolgen, wie er sich direkt aus dem vorderen verjüngten Abschnitte des Nervenrohres bildet. Damit steht *Doliolum* zunächst in naher Beziehung zu den Ascidien, bei denen, nach den übereinstimmenden Angaben zahlreicher Forscher, die Flimmergrube mit ihrem Kanal vom Nervensystem aus entsteht. Nur VAN BENEDEN und JULIN (1884) und SEELIGER (1885) betrachten sie als ein Divertikel der entodermalen Wand der Pharyngealhöhle. Bloß in einem Stücke scheint *Doliolum* in dieser Beziehung von den Ascidien abzuweichen. Die Mündung des

Flimmerkanals liegt bei letzterem bereits im Ektoderm der Mundeinstülpung. Ich glaube nicht, daß dasselbe auch für *Doliolum* anzunehmen ist. Der Anteil des Ektoderms bei Bildung der Mundöffnung ist viel zu gering, als daß es bis zu dem 3. Muskelreifen, wo die Flimmergrube sich in die Pharyngealhöhle öffnet, reichen könnte. Es hängt dieser Unterschied offenbar mit der verschiedenen Lage des Durchbruches der Ingestionsöffnung zusammen, der bei Ascidienembryonen auf der Dorsalseite, bei *Doliolum* aber sogar ein wenig ventral der mittleren Längsachse erfolgt. Da bei *Doliolum* das larvale Nervensystem in gleicher Ausbildung auch bei der Amme zeitlebens bestehen bleibt, wird natürlich auch der Zusammenhang mit der Flimmergrube nie gelöst, wie es nach vollzogener Festsetzung der Ascidienlarve der Fall ist. Auch beim Cyathozooid der Pyrosomen und bei den Salpenembryonen entsteht bekanntlich der Flimmerkanal vom Nervensystem aus.

Der Darmtraktus.

An dessen erster Gestaltung haben die peribranchialen Einstülpungen wesentlichen Anteil. Durch ihr Vordringen kommt zunächst die Ausgliederung des vorderen Entodermrohres zur Pharyngealhöhle nach hinten zum Stillstand. Durch den Druck, den sie auf den hinteren Teil des ungegliederten Entodermrohres ausüben, wird dieses hier bis zum Schwund seines Lumens komprimiert. So erscheint das Entodermrohr zerlegt in einen vorderen erweiterten und hinteren verengten Abschnitt, in Pharyngealhöhle und Darmrohr. Letzteres erfüllt zu dieser Zeit als kurzer, dicker Zellzapfen den Hinterabschnitt des Larvenkörpers (Taf. XIII, Fig. 8, 9), zu dessen Längsachse die seine nunmehr schräg gestellt erscheint. Bald setzt sich der vordere Teil des Darmtraktus von dem darauf folgenden durch eine von unten kommende Einschnürung ab. Jener repräsentiert die Anlage des Oesophagus, dieser den späteren Magen, welcher nunmehr nach hinten ein Divertikel sproßt, das zum Enddarm sich ausbildet (Taf. XIII, Fig. 2).

So ist an dem ungegliederten Darmrohr jene charakteristische Dreiteilung in Oesophagus, Magen und Enddarm vollzogen. Frontale Längsschnitte durch diese Stadien lassen erkennen, daß alle drei Abschnitte bereits von einem engen Lumen durchzogen werden (Taf. XIV, Fig. 3—5). Als Ausstülpung des Magens gegen den Enddarm tritt an der Uebergangstelle beider die „darmumspinnende Drüse“ auf (Taf. XIV, Fig. 7 *dr*). Sie legt sich als dünnes Rohr dem Intestinum an, das seinerseits mittels der Analöffnung durch die Kloakenwand bricht, und zwar zum Unterschiede von den geknospten Generationen, wo es nach rechts hinüber biegt, in der Medianlinie des Körpers. Charakteristische Artunterschiede werden durch das Intestinum insofern bedingt, als dasselbe sich bei den Larven von *D. denticulatum* nach hinten lang auszieht, so daß seine Mündung in die Kloake unter den 8. Muskelreifen zu liegen kommt (Taf. XIV, Fig. 13). Die Larven von *D. Mülleri* dagegen sind dadurch ausgezeichnet, daß der freie Schenkel seine Aufwärtskrümmung, welche auf früheren Stadien auch bei *D. denticulatum* zu konstatieren ist, beibehält, und also U-förmig nach oben umgebogen, beim 6. Muskelreifen in die Kloake mündet (Taf. XVII, Fig. 2)[1]).

1) An den Larven Taf. XIII, Fig. 1—4 beobachtete ich regelmäßig, mehr oder minder deutlich ausgebildet, zwischen der ersten Chordazelle und dem Enddarm ein feines verbindendes Aestchen. Es ist Taf. XIII, Fig. 4? eingezeichnet. Anfangs

Die Chorda.

Sie macht die Hauptmasse des Schwanzes aus, der bekanntlich für die *Doliolum*-Larven ebenso charakteristisch ist, wie für die Embryonen der Ascidien. Angaben über ihren Aufbau und ihre Rückbildung besitzen wir von allen Autoren, welche *Doliolum*-Larven fischten. Ueber die Beschaffenheit der Chordazellen spricht sich GROBBEN (1882, S. 24) zutreffend so aus: „Dieselben haben dicke Wände. Der Kern (ULIANIN: ‚Plasmaklumpen', 1884, S. 64) liegt der Wand an, und nur spärliches Protoplasma durchsetzt netzförmig den Zellraum" (Taf. XII, Fig. 12—14).

Der Anblick der einreihig hintereinander geordneten Zellen erinnert am meisten an den einer Schuppenkette (Taf. XIII, Fig. 1). Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß die Chordazellen abgeplattet, gleich den Gliedern der Kette, sich einander teilweise decken. Sie sind vielmehr abgerundet-kubische Zellen (Taf. XII, Fig. 14), deren proximale oder distale Wand konvex vorgewölbt erscheint. Die ersten basalen Chordazellen zeigen immer die erstere Vorwölbung (Taf. XIII, Fig. 1). Sehr oft springt diese dann auf die distale Wand über, so daß der Eindruck erweckt wird, als liefen die Zellen von diesem Umkehrpunkte, nach entgegengesetzten Seiten vorgewölbt, auseinander. Eventuell wechselt das Verhalten noch ein drittes Mal. Der Kern liegt dann regelmäßig der nicht vorgewölbten Zellwand an (Taf. XII, Fig. 14), im vorderen Chordaabschnitt also der distalen, im hinteren der proximalen (Taf. XIV, Fig. 13).

Wie oben erwähnt, spielt sich bei den Larven von *D. denticulatum* schon während des Larvenlebens eine fortdauernde Reduktion des Schwanzes ab, von welcher jene endgiltige zu unterscheiden ist, die zum Schwinden des gesamten Lokomotionsorgans führt.

Was die erstere anlangt, so wurde schon hervorgehoben, daß das Maximum der Schwanzverlängerung noch vor dem jüngsten in Taf. XI, Fig. 1 abgebildeten Stadium zu liegen scheint. Ich fand nicht eine einzige Larve vor, deren Chorda bis in die hintere Spitze der Eihaut hinein intakt gewesen wäre, wohl aber eine große Anzahl, bei denen sie, in Stücke zerschnürt, nahezu das distale Ende derselben erreichte. Taf. XIII, Fig. 1 zeigt ein hinteres Stück der Chorda in Auflösung begriffen. Der Beginn der Degeneration des Schwanzes scheint sich darin auszusprechen, daß die Kerne der Chordazellen mittelständig werden. Das zarte Plasmanetz des Zellleibes schwindet, an seine Stelle tritt eine dichte, feine Granulation, welche die ganze Zelle erfüllt, sich aber bei Osmiumbehandlung absolut nicht schwärzt. Schließlich schwindet das Chromatin des Kernes, er wird homogen, nimmt blasige, gläserne Beschaffenheit an und löst sich endlich ganz auf. Gleichzeitig schwinden mehr oder minder auch die Zellgrenzen. Das umhüllende Ektoderm wird von dem Degenerationsprozeß gleichfalls erfaßt. Normalerweise umkleiden den Larvenschwanz platte Ektodermzellen mit runden mittelständigen Kernen (Taf. XII, Fig. 14). Die Rückbildung dieser Epidermis wird dadurch eingeleitet, daß die Zellen schärfer gegeneinander sich absetzen und ihre nach außen gerichteten Wände sich schwach konvex vorwölben, so daß die Chorda hier gleich wie mit Ektodermzellen gepflastert erscheint (Taf. XIII, Fig. 1). Ihre Kerne platten sich ab und rücken an die vorgewölbte Wand; schließlich heben sich die Zellen ganz oder teilweise von ihrer Unterfläche ab und runden sich vollständig kugelig. Der flache wand-

hielt ich es für einen Nerv. Es zeigte sich jedoch, daß es damit nichts zu thun hat. Ich konnte die Bildung stets bis an die Unterseite der ersten Chordazelle verfolgen; am anderen Ende setzt sie meist breit dreieckig am Darm an. Mir ist weder ihre Herkunft noch auch ihre Bedeutung klar geworden, weshalb ich mich begnüge, darauf aufmerksam gemacht zu haben.

ständige Kern ist meist noch nachweisbar. In diesem Zustande ballen sich oft mehrere so degenerierte Ektodermzellen zusammen und hängen, dicken Tropfen vergleichbar, dem Endabschnitt des Schwanzes an, dessen Achse von zerfallenden Chordazellen erfüllt ist. Solche kompakte Schwanzstücke, die sich später völlig auflösen, sind gewöhnlich untereinander durch dünnhäutige Stränge oder Schläuche verbunden, deren Inneres mit einem fädigen Gerinnsel einzelner zersetzter Zellen erfüllt ist. Was eigentlich aus dem Material wird, vermag ich nicht zu sagen. Daß es am Ende der Larvenentwickelung in den Körper einbezogen würde, scheint schwer verständlich, da es von ihm ja durch den noch gesunden basalen Schwanzteil getrennt ist. Fetttropfen konnte ich niemals nachweisen.

Davon unterscheidet sich in manchen Punkten der Degenerationsprozeß des Schwanzes am Ende der Larvenentwickelung, der schließlich dazu führt, daß das gesamte Lokomotionsorgan in den Körper einbezogen wird. Eine Verschiebung der Chordazellen, die Ulianin (1884, S. 68) bei den Larven von *D. Mülleri* dabei beobachtet hat, kann ich auch für die von *D. denticulatum* bestätigen. Wir treffen Chordazellen neben- oder übereinander geschoben und zwischen die im Verbande gebliebenen Zellen und das Ektoderm getreten, letzteres häufig buckelförmig hervortreibend (Taf. XIV, Fig. 13). Die histologischen Veränderungen der Chordazellen, wie sie eben für die teilweise Reduktion während des Larvenlebens angegeben wurden, lassen sich auch jetzt konstatieren. Das Ektoderm jedoch, welches die Chordazellen umhüllt, ist nicht wie dort jenen tiefgreifenden Veränderungen unterworfen. Es bleibt intakt, zieht sich nur bis zu der oft beobachteten ventralen Ausbuchtung im Bereich des 7. Muskelreifens zusammen, die sich, mit einem kleinen Teil der Produkte des Zerfalls erfüllt, immer an Tieren findet, welche auf der Grenze zwischen Larve und Amme stehen (Taf. XV, Fig. 2 *sr*).

Das Mesoderm

tritt uns, wie eben erwähnt, in Gestalt von zwei äußerst dünnen Platten zu beiden Seiten des Körpers zwischen Entodermrohr und Epidermis entgegen (Taf. XII, Fig. 5). Im vorderen Larvenkörper fehlt es anfangs vollständig (Taf. XII, Fig. 1—4), nach hinten zu wird es mächtiger und umhüllt hier nicht nicht nur dorsal den verjüngten Abschnitt des Nervensystems (Taf. XII, Fig. 7), sondern schiebt sich auch ventral zwischen Ento- und Ektoderm ein (Taf. XII, Fig. 10). Hier liegt, etwa gegenüber den sich bildenden Peribranchialeinstülpungen, bereits deutlich gegen das umgebende Mesoderm abgegrenzt, der erwähnte mesodermale Zellhaufen als erstes Element, welches sich an dem Aufbau des *Stolo prolifer* beteiligt (Taf. XII, Fig. 19 *mss*). Das geschilderte Verhalten ändert sich bei fortschreitender Entwickelung sehr bald. Wenn die seitlichen Platten mächtiger werden, drängen zuerst unmittelbar vor den Peribranchialeinstülpungen Mesodermzellen den hinteren Abschnitt des Nervensystems vom Ektoderm ab (Taf. XII, Fig. 8)[1]). Dieser ersten Ansammlung von Mesodermelementen oberhalb des Nervenrohres folgt eine zweite am entgegengesetzten Ende desselben, im Umkreis des Neuroporus (Taf. XI, Fig. 5 *mes*). Es wird sich zeigen, daß diesen Mesodermwülsten die hintersten und vordersten Muskelreifen im Umkreis der Mund- und Kloakalöffnung ihren Ursprung verdanken. Inzwischen ist merkwürdigerweise auch

1) In den Figg. 3 u. 5, Taf. XI, ist das seitliche Mesoderm nicht eingezeichnet, sondern nur so weit berücksichtigt worden, als es im mittleren optischen Längsschnitt (z. B. dorsal vom Nervenstrange) auftritt.

unterhalb des Nervensystems, zwischen ihm und dem Entodermrohr, Mesoderm aufgetreten (Taf. XII, Fig. 7), und zwar an der Stelle, wo der mittlere verdickte Abschnitt des Nervenrohres sich gegen den verjüngten hinteren absetzt (Taf. XI, Fig. 5). Dadurch ist dieser Teil des Nervensystems auf eine kurze Strecke vom Entodermrohr abgedrängt worden, dem es bisher fest auflag. Dieses Verhalten wiederholt sich an keiner anderen Stelle. Es giebt die erwähnte Mesodermansammlung dem 5. Muskelreifen seine Entstehung, der infolgedessen, wie wir sahen, zeitlebens unter den Nerven verläuft. Wiederum dorsal vom Nervensystem tritt vor der Stelle seiner größten Dicke ein Mesodermring auf, aus welchem sich später der 4. Muskelreifen differenziert (Taf. XI, Fig. 5), endlich läßt sich im Hinterabschnitt, zwischen dem 5. Muskelringe einerseits und der Anlage der 3 letzten andererseits, eine mesodermale Zellhäufung nachweisen, aus welcher der 6. Muskelreifen hervorgeht.

An den Flanken hat sich die Mesodermplatte inzwischen entsprechend den getrennten dorsalen Zapfen in Segmente zerschnürt, die allerdings noch unregelmäßig miteinander anastomosieren und die bekannten Fenster bilden (ULIANIN 1884, S. 59). Irgendwelche Konstanz scheint in diesen fensterförmigen Bildungen schon deshalb nicht zu bestehen, weil oft nicht einmal die beiden Seiten sich in der Ausbildung von Querbrücken zwischen den einzelnen Mesodermringen entsprechen. Diese breiten Wülste dringen nun nach der Bauchseite zu vor, wo sie unter dem Endostyl schließlich zusammenfließen. Auf diese Weise sind (Taf. XIII, Fig. 1) 6 geschlossene Mesodermringe von elliptischem Querschnitt entstanden, von welchen der vorderste und hinterste schon durch ihre größere Breite verraten, daß aus ihnen sich noch weitere Reifen abteilen werden. Die 6 Ringe entsprechen dem 1. und 2., 3., 4., 5., 6. und 7.—9. Muskelreifen.

Ich kann somit für die Larven von *D. denticulatum* nicht bestätigen, was ULIANIN (1884, S. 59) an den Larven von *D. Mülleri* über die zeitliche Folge der ersten Differenzierung von Muskelreifen beobachtet hat. Nicht an den Seiten, sondern dorsal zuerst, zuletzt ventral, treten bei ersteren gesonderte Mesodermringe auf. Von den ursprünglich zusammenhängenden seitlichen Platten drängen zuerst nach dem Rücken einzelne Mesodermzapfen vor, unmittelbar hierauf teilen sich jene an den Seiten mehr oder weniger auf, worauf die Teilstücke nach der Bauchseite wuchern. Auch die Reihenfolge der Aussonderung der einzelnen Reifen beobachtete ich bei den Larven von *D. denticulatum* anders, als ULIANIN bei denen von *D. Mülleri*. Es beginnen auch bei ersteren die letzten und ersten Reifen, und zwar vollzieht sich der kreisförmige Schluß bei dem 1. Ringe früher als bei dem letzten. Es folgen der 5., 4., 6. und 3., und endlich sondern sich aus den breiten ringförmigen Wülsten, welche Mund- und Ausfuhröffnung umschließen, der 2., bezw. der 7. und 8. aus. Sie verlaufen dann noch kurze Zeit gemäß ihrer Abtrennung nahe bei einander (Taf. XIII, Fig. 2); erst später nimmt der 1. und 7. Intermuskularraum die Breite der übrigen an, während der 8. und 9. Muskelreifen zeitlebens einander stärker genähert bleiben (Taf. XV, Fig. 1).

Ueberhaupt machen sich bezüglich des gegenseitigen Abstandes sowie des Verlaufes der Muskelreifen charakteristische Unterschiede zwischen Larven und ausgebildeten Ammen geltend. Die junge Amme besitzt, ebenso wie die völlig entwickelten Geschlechts- und Pflegtiere, Muskelreifen, welche, abgesehen etwa vom 1. und 2., 8. und 9., alle ungefähr gleich weit voneinander abstehend, streng parallel und in einer Ebene verlaufen. Dieses definitive Verhalten ist bei den in der Entwickelung begriffenen Larven nur angedeutet. Wir treffen die Muskelreifen, besser

Mesodermringe, hier ungleich weit voneinander entfernt an. Besonders fällt auf, daß die Entfernungen an der Dorsalseite um so geringer sind, je jünger das Tier ist. Die Ventralseite zeigt das entgegengesetzte Verhalten (vergl. Taf. XIII, Fig. 1—4). Daraus resultiert nun, daß fast nicht ein Muskelreifen auf jüngeren Stadien in einer Ebene verläuft. Die ersten erscheinen nach hinten, die letzten, besonders stark der 6., nach vorn ausgeschweift. Ein Blick auf die bezeichneten Figuren wird das Gesagte verständlich machen.

Wir müssen aus alledem schließen, daß die dorsale Seite während der Entwickelung stärker wächst als die ventrale. Ein Vergleich der Taf. XIII, Fig. 2, und Taf. XIV, Fig. 13 abgebildeten Stadien dürfte diesen Schluß plausibel machen. Wir sehen Taf. XIII, Fig. 1 die Dorsalseite des Hinterabschnittes gegenüber der Bauchseite bedeutend nach vorn vorgezogen, so daß der breite Mesodermwulst, welcher die Egestionsöffnung umschlingt, auffällig schräg nach oben und vorn zur Längsachse des Körpers gestellt erscheint. Schon bei der Taf. XIII, Fig. 4 wiedergegebenen Larve läßt sich dagegen ein nahezu senkrechter dorsoventraler Verlauf des 8. und 9. Muskelreifens konstatieren. Ebenso deutlich spricht sich das stärkere dorsale Wachstum in der jeweiligen Lage des Rückenauswuchses (*rf*) aus. Ganz besonders wichtig wird dieses Verhalten für die Egestionsöffnung. Sie gelangt vom Rücken, wo ihre Bildung stattfindet, allmählich an das Hinterende des Tieres, der Ingestionsöffnung gegenüber, sie vollführt also eine Drehung um 90°. Bei den Ascidien dagegen verbleibt die Egestionsöffnung auch nach vollzogener Festsetzung der Larve an der Dorsalseite, ein Beweis dafür, daß *Doliolum* gegenüber den Ascidien eine phylogenetisch jüngere Form darstellt. Vielleicht gab die freischwimmende Lebensweise bei *Doliolum* den Anstoß zu dieser Verlagerung, weil ja nur eine Egestionsöffnung, welche der Ingestionsöffnung gegenüber in der Längsachse des Tieres gelegen ist, eine ökonomische Fortbewegung mittelst der Muskelreifen ermöglichte.

Die histologische Differenzierung der Mesodermzellen zu kontraktilen Elementen erfolgt erst, wenn die völlige Aussonderung aller Mesodermringe vollendet ist. Noch auf dem Taf. XIII, Fig. 1 abgebildeten Stadium gleichen die Zellen, welche diese 7 Wülste von ovalem Querschnitt zusammensetzen, völlig dem übrigen Mesoderm. Schon auf dem Taf. XIII, Fig. 4 wiedergegebenen Stadium haben die Zellen sich spindelförmig ausgezogen und an ihrer Peripherie kontraktile Fasern ausgebildet, die sich mit zunehmender Entwickelung rasch vermehren. Erst später aber wird der Muskelring zu einem Muskelreifen von bandförmigem Querschnitt. Die Larve ist zu dieser Zeit immer noch von der Eihaut umhüllt und mit dem Ruderschwanze ausgestattet, dessen Muskeln allerdings wohl dann kaum noch leistungsfähig sein dürften. Wann die Muskelbinden in Funktion treten, vermag ich nicht anzugeben, da ich keine Gelegenheit hatte, Larven lebend beobachten zu können. Krohn (1852) bildet Taf. II, Fig. 6 eine Larve von *D. Mülleri* ab, welche etwa der von mir Taf. XIV, Fig. 13 gezeichneten (von *D. denticulatum*) im Alter entsprechen dürfte. Von ihr schreibt er (S. 63): „Das Tier war noch keiner selbständigen Bewegung fähig, und nur das Schwänzchen sah man leise zucken und vibrieren.“ Nach Ulianin (1884, S. 65) treten gegen das Ende des Larvenlebens Kontraktionen der Muskelreifen auf, welche aber zur Fortbewegung der Larve nicht dienen können, „da diese von dem umgebenden Wasser durch die Dotterhaut noch abgeschieden ist“.

Die Muskelzellen, welche zur Lokomotion des Schwanzes dienen, sind auf dem jüngsten Stadium, welches ich besaß, als solche bereits vollständig entwickelt (Taf. XII,

Fig 14 *sms*). Ueber ihre Entstehung vermag ich daher nichts zu berichten. Sie erstrecken sich über die gesamte Chorda, soweit sie intakt ist, mit Ausnahme etwa des basalen Viertels, welches ich stets frei von Muskelzellen sah (vergl. Taf. XIII, Fig. 1 u. a. m.). Es scheint somit dieser vorderste Abschnitt der Chorda, der zudem auf frühen Stadien sich fest an den Darmtraktus anlegt (Taf. XI, Fig. 1) und immer von großen Mesodermzellen dicht umhüllt ist, als unbeweglicher Stab den ersten Muskelzellenreihen zur Anheftung zu dienen. Die Zahl der nebeneinander geordneten Muskelzellen beträgt, wie der Querschnitt Taf. XII, Fig. 13 zeigt, meist 3, wie bei Ascidienlarven; jedoch ist ihre Anordnung bei *Doliolum* nie so streng regelmäßig, wie dort (vergl. SEELIGER 1885, S. 23, Taf. V). Wir treffen auch 4 oder 5 spindelförmige Muskelzellen jederseits nebeneinander liegend an. Eine völlig analoge Ausbildung aber besitzen die Schwanzmuskelzellen von *Doliolum* in der schönen Querstreifung der Fibrillen, die auf Längsschnitten ebenso deutlich hervortritt als bei den Schwanzmuskelzellen der Ascidienlarven. Diese Querstreifung war bisher bei *Doliolum* übersehen worden (Taf. XII, Fig. 14). Die eben erwähnten großen freien Mesodermzellen an der Basis des Schwanzes von *D. denticulatum* entsprechen offenbar jenen zwei Haufen bei den Larvenformen mit Schwanzblase, z. B. bei *D. Mülleri*, welche jederseits neben den ersten Chordazellen innerhalb der Blase liegen und nach ULIANIN in amöboide Blutzellen zerfallen (vergl. Taf. XIII, Fig. 1, u. Taf. XVII, Fig. 1).

Die Schwanzblase.

Wenn die Schwanzblase bisher als eine Bildung aufgefaßt werden mußte, die für die *Doliolum*-Larve im höchsten Grade charakteristisch sei, so zeigen die von der Deutschen Tiefsee-Expedition erbeuteten Larven von *D. denticulatum*, daß sie innerhalb der Entwickelung einer Species auch fehlen kann. Die einzelnen Larvenstadien, die mir von dieser Art zur Verfügung standen, schließen von dem beobachteten jüngsten bis zur jungen Amme derart lückenlos aneinander, daß nicht zu erwarten ist, es möchten sich Formen mit einer Schwanzblase irgendwo in der Reihe einschieben. So treffen wir Larven von *D. denticulatum* ohne Schwanzblase an (Taf. XIV, Fig. 13), die auf gleicher Entwickelungsstufe mit anderen von *D. Mülleri* stehen, welche mit ihr ausgestattet sind (Taf. XVII, Fig. 2). In der Litteratur sind nur zweimal Larven ohne diese Bildung bekannt geworden. Die eine, deren Species nicht zu bestimmen ist, bilden KEFERSTEIN und EHLERS (1862, Taf. X, Fig. 7) ab, die andere zeichnet GROBBEN (1882, Taf. IV, Fig. 23), als zu *D. Mülleri* gehörig. Es scheint also, falls sich die Zugehörigkeit der letzteren Larve zu *D. Mülleri* bestätigt, als ob auch Larven ohne Schwanzblase in anderen Arten gelegentlich auftauchten. Ich habe dagegen Larven von *D. Mülleri* stets mit Schwanzblase angetroffen (Taf. XVII, Fig. 1 und 2). Sie erscheint hier als Auftreibung des Ektoderms zwischen dem Endabschnitt des Körpers und dem Basalteil der Chorda, nach KROHN (1852, S. 63) erfüllt ‚mit heller Flüssigkeit", welche nach ULIANIN (1884, S. 59) die Blase entstehen läßt.

Ueber ihre Bedeutung für die Larve sind bisher keinerlei Angaben gemacht worden. Ich bin leider nicht in der Lage, etwas zur Lösung dieser Frage beitragen zu können, da ich lebende Larven nicht zu Gesicht bekommen konnte. Am nächsten dürfte wohl die Deutung der Auftreibung als „Schwimmblase" liegen. Dabei ist aber immerhin zu berücksichtigen, daß sie ja innerhalb der spindelförmig ausgedehnten Larvenhülle liegt, also vom umgebenden Wasser voll-

ständig abgeschlossen ist. Ferner erhebt sich dann die Frage, warum Larvenformen der einen Species sie besitzen (z. B. die von *D. Mülleri*), die einer anderen aber (von *D. denticulatum*) ihrer entbehren. Nur eins sei noch hinzugefügt. Die von der Deutschen Tiefsee-Expedition erbeuteten Larven von *D. Mülleri* (mit Schwanzblase) gehören ausschließlich Oberflächenfängen an, während die von *D. denticulatum* aus einem Vertikalnetzfang stammen, welcher in 2000 m Tiefe unternommen worden war. Leider läßt sich aber nicht entscheiden, ob thatsächlich die letzteren aus so beträchtlicher Tiefe heraufkamen, da in Schließnetzfängen *Doliolum*-Larven nie gefunden wurden.

Die Larvenhülle.

Die Angaben der Autoren über die spindelförmig ausgedehnte „Eihaut" oder „Dotterhaut" weichen beträchtlich von einander ab, sowohl was ihre Herkunft, als auch ihre Struktur anbelangt. Während Krohn (1852, S. 63) von der Larvenhülle als von „einer glashellen, sehr dicken Haut" berichtet, schreiben Keferstein und Ehlers (1861, S. 66): „Das ganze Wesen liegt noch in der hyalinen Eihülle eingebettet und ist dicht an seiner äußeren Haut noch von einer besonderen Haut mit großen, runden Kernen umhüllt, die wir in den früheren Zuständen nicht gesehen haben, die nun aber an dem Tiere das ganze Leben hindurch haften bleibt." Jene Zellen sieht Grobben (1882, S. 24) als Testazellen an. Fol (1884, S. 153) meint, daß der Zwischenraum zwischen der „membrane du testa larvaire" und dem Tier mit einer Gallerte, einem Ausscheidungsprodukt des Körpers, erfüllt ist, durch welche die Membran gespannt und das Tier schwebend erhalten wird. Auf späteren Stadien ist nach ihm die Eihaut befreit von Testazellen, welche an ihrer Oberfläche adhärierten. Nach Ulianin (1884, S. 48ff.) soll nach der Befruchtung, bei dem Zusammenziehen des Eiinhaltes, „eine deutliche strukturlose feine Membran" auf der Eioberfläche unter dem Follikel zum Vorschein kommen, die er als Ausscheidung der Eioberfläche, als „Membrana vitellina", anspricht. Bei jenem Vorgange soll eine klare Flüssigkeit aus dem Ei hervorquellen, welche die „Dotterhaut" stark ausdehnt und die Kontinuität des Follikels unterbricht. Einzelne Follikelzellen sind auf dieser Membrana vitellina später noch zu erkennen. Endlich glauben Korschelt und Heider (1893, S. 1806) in jener Larvenhülle das Chorion wiederzufinden. Gelegentlich der Besprechung der Entwickelung der Geschlechtsorgane in den *Doliolum*-Knospen wird sich zeigen, daß die Vermutung von Korschelt und Heider zutreffen dürfte. Da ich lebende Larven nicht zur Untersuchung bekommen konnte, ist es mir unmöglich, zu entscheiden, ob die Spannung der Larvenhülle durch Gallerte, wie Fol meint, oder durch Hervorquellen einer klaren Flüssigkeit veranlaßt wird, welche nach Ulianin die Membran spannt und ihr jene eigentümliche Form verleiht. Jedenfalls ist sie allseitig geschlossen, so daß Bewegungen des Tieres, vornehmlich die des lokomotorischen Schwanzes, nur in und mit ihr erfolgen können, wie schon Krohn und Fol beobachteten. Sie muß als tote Hülle betrachtet werden, deren Form und Größe durch außer ihr liegende Kräfte bedingt und verändert werden. Daß dabei die Larve durch ihr Wachstum und ihre Bewegungen mithilft, wird man aus den Konturen der Eihaut, mit welchen sie den Larvenkörper mit seinem Rüssel und seinem Schwanze umgiebt, schließen müssen. Alte Larven, deren Ruderschwanz längst resorbiert ist, sind noch lange Zeit von einer Hülle umgeben, welche aber dann kugelige Gestalt

besitzt (Taf. XV, Fig. 2). Daraus dürfte hervorgehen, daß wir dieser Membran neben ihrer Dehnbarkeit auch eine gewisse Elastizität zuschreiben dürfen. Sie müßte als tote Hülle dann ferner den Gesetzen der Diosmose folgen, woraus man weiter schließen dürfte, daß sie, wenn der Larvenkörper, wie FOL und ULIANIN angeben, befähigt ist, Lösungen zu sezernieren, als Schweb- bezw. auch als hydrostatisches Organ funktionieren könnte. Alle diese Fragen lassen sich jedoch nur am lebenden Material durch das Experiment entscheiden.

Das Herz.

Angaben über die Entstehung des Herzens in den Larven von *Doliolum* besitzen wir nur von ULIANIN (1884, S. 59 u. 61). Nach ihm schnüren sich zur Zeit der Anlage der Kloakalhöhle „von der mächtigen Mesodermschicht, die unter der sich bildenden Pharyngealhöhle liegt", zwei Mesodermzellenhaufen ab. Einer von ihnen wird zum Aufbau des Stolo prolifer verbraucht, aus dem höher gelegenen entwickelt sich Herz und Pericard. Ich versuchte oben (S. 103, 104) darzulegen, daß die in Rede stehenden frühen Larvenstadien von *D. Mülleri* von ULIANIN höchstwahrscheinlich falsch orientiert und damit ihre Zellstränge irrig gedeutet wurden. Jedenfalls gelang es mir auf den jüngsten Stadien, welche ich von *D. denticulatum* besaß, nicht, unter der Pharyngealhöhle eine „mächtige Mesodermschicht" nachzuweisen (vergl. Taf. XII, Fig. 1—10) Sollte es sich aber bestätigen, daß ULIANIN fälschlicherweise das Nervenrohr für die „sich bildende Pharyngealhöhle" angesehen hat, so würden jene ventralen Mesodermzellen in Wirklichkeit dorsal vom Nervenrohr gelegen sein, wo ich solche auch nachweisen konnte. Die Abstammung der beiden von ULIANIN beobachteten Mesodermzellenhaufen von diesem dorsalen Mesoderm wäre daher unmöglich.

Ich habe jedoch auch nie zwei, sondern immer nur einen ventralen Zellhaufen angetroffen, über dessen Herkunft ich nichts angeben kann, da er, wie schon hervorgehoben, auf dem jüngsten Stadium völlig ausgebildet vorlag (Taf. XI, Fig. 1; Taf. XII, Fig. 10). Daß er am Aufbau des Stolos sich beteiligt, unterliegt keinem Zweifel. Eines zweiten Zellhaufens, der etwas höher neben diesem gelegen sein soll, entbehren die Taf. XI, Fig. 1—6 abgebildeten Larven aber sicher. An dem Taf. XIII, Fig. 1 wiedergegebenen Stadium, dem nächsten nach dem auf Taf. XI, Fig. 5 dargestellten, welches ich besaß, traf ich die Herzanlage in Form eines einfachen dickwandigen Bläschens, das mit der Pharyngealhöhle in Verbindung zu stehen schien, sowohl auf Quer- als auch auf frontalen Längsschnitten an (Taf. XV, Fig. 4). Zwischenstadien zwischen den beiden erwähnten Larven besaß ich nicht und dazu von der ersteren Form nur ein, von der letzteren nur 2 Exemplare. Es ist mir leider auf Grund dieses Materials nicht möglich gewesen, mit voller Sicherheit etwas über die Abstammung des Herzbläschens zu ermitteln. Ich darf mir jedoch vielleicht erlauben, die Vermutung auszusprechen, daß das Herz inkl. Pericard der *Doliolum*-Larven von der Pharyngealhöhle aus entsteht, also nicht meso-, sondern entodermaler Abkunft ist. Ich möchte dafür folgende Gründe anführen: 1) fehlt den jüngeren Larven von *D. denticulatum* ein zweiter ventraler Mesodermzellenhaufen; der vorhandene dient dem Aufbau des Stolo prolifer; 2) gleichen die Zellen des Herzbläschens (Taf. XV, Fig. 4) in ihrem histologischen Charakter nicht denen, welche z. B. den Mesodermzellenhaufen zusammensetzen, sondern unterscheiden sich

in nichts von den Zellen, welche die Wände der Pharyngealhöhle und des Darmrohres aufbauen; es sind hohe, plasmaarme Epithelzellen; 3) deutet die Lage des Herzbläschens unmittelbar hinter dem Endostyl und vor dem Darmrohr auf eine Abschnürung von der ventralen Hinterwand der Pharyngealhöhle hin, wie ich sie in den Knospen, entgegen Grobben und Ulianin, beobachtet habe und noch darlegen werde; 4) dürfen wir aus der weitgehenden Analogie zwischen der Entwickelung der Ascidienembryonen einerseits und *Doliolum*-Larven andererseits schließen, daß auch das Herz der letzteren aus der Pharyngealhöhle sich abschnürt, wie es für Ascidienlarven bekannt geworden und nicht mehr zu bezweifeln ist. Die weitere Ausbildung des Herzens und Pericards in der postembryonalen Entwickelung von *Doliolum* verläuft genau ebenso wie in den Knospen. Da es mir hier gelang, auch die erste Abschnürung zu verfolgen, so soll bei Besprechung der Knospenentwickelung genauer auch auf die weitere Ausbildung eingegangen werden, die in gleicher Weise eben für Larven und Knospen gilt.

Der Stolo prolifer.

Von Keferstein und Ehlers (1861, S. 58, 59) zuerst als „rosettenförmiges Organ“ beschrieben und als wahrscheinliches Exkretionsorgan gedeutet, wurde diese wichtige Bildung von Grobben (1882, S. 30 ff.) als echter Stolo prolifer erkannt. Dieser Forscher, und ebenso Ulianin (1884), haben sich eingehend mit seiner Entstehung und seiner Zusammensetzung befaßt. Es sind jedoch die Resultate beider Autoren so verschieden und zum Teil derart widersprechend, daß es bei der Wichtigkeit des Gegenstandes angezeigt erscheinen dürfte, hier die Ergebnisse beider in den Hauptzügen vorauszuschicken.

Nach Grobben (1882, S. 30 ff.) setzt sich der Stolo prolifer ursprünglich aus acht Zellgruppen zusammen, von denen 2 unpaare die Mitte, 3 paarige die Seiten einnehmen.

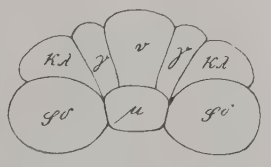


Fig. 1.

(Ich gebe hier [Textfig. 1] des besseren Verständnisses wegen die Konturen eines Querschnittes durch den Stolo von *D. denticulatum* auf mittlerer Entwickelungsstufe wieder, der die von Grobben beobachteten Verhältnisse erkennen läßt. Die Bezeichnungen sind die von Grobben gebrauchten.) Die vorderen zwei dieser 8 Lappen sind Ausstülpungen des Pharynx (φδ), die darauf folgenden stammen vom Kloakenraum ab (κλ). Ueber die Herkunft der übrigen Zellstränge berichtet Grobben nichts, sondern giebt nur an, daß, „wie es sich aus der weiteren Entwickelung des Organs ergiebt, der vordere unpaare Lappen (μ) Mesoderm, der hintere (ν) unpaare, aus großen Zellen bestehende, eine Nervensystemanlage ist, und daß die beiden hinteren lateralen Lappen (γ) wahrscheinlich Anlagen von Geschlechtsorganen sind“. Die beiden erstgenannten Ausstülpungen der Pharyngeal- und Kloakalhöhle sollen dann in der Knospe die Organe geben, von welchen sie in der Larve selbst herstammen.

Auf späteren Stadien hat der Stolo prolifer, wie Grobben weiterhin ausführt, Veränderungen in der Zusammensetzung erlitten (Textfig. 2, aus Grobben 1882, S. 33). Die beiden hinteren lateralen Lappen (γ), welche als Geschlechtsanlagen von ihm gedeutet werden, sind in die Mitte gerückt, um sich als breite Masse zwischen Mesodermstrang (μ) und Nervensystemanlage (ν) einzukeilen.

Vergleichen wir damit ULIANIN's Befunde (1884, S. 61 ff.), so beteiligen sich nach ihm auf frühesten Stadien nicht acht, sondern nur fünf Zellstränge an dem Aufbau, und zwar je eine paarige Ausstülpung der Pharyngeal- (*Ph*) und Kloakalhöhle (Kl_1) und ein Mesodermzellenhaufen (*ms*). Die beiden kloakalen Zellstränge biegen später an ihrem ventral gerichteten freien Ende um, worauf sie bis gegen die Kloakalwand wachsen und die hinteren lateralen Lappen (Kl_2) abgeben, welche GROBBEN als Geschlechtsanlage deutet. Der Mesodermzellenhaufen wächst zwischen diese 6 Zellstränge hinein. Die Verhältnisse giebt im optischen Querschnitt Textfig. 3 wieder, welche ULIANIN (1884, S. 63) entnommen ist. Die Bezeichnungen sind die von ihm selbst gebrauchten.

Wiederum kommt es auch nach ULIANIN bei weiterer Entwickelung zu einer Umlagerung der 7 Zellstränge (Textfig. 4, nach ULIANIN 1884, S. 64, Bezeichnungen nach dem Autor), und zwar dadurch, daß einmal die paarigen pharyngealen $\left(\frac{Ph}{2}\right)$ je einen Teil abspalten. Die Teilstücke ihrerseits verschmelzen miteinander in der Achse $\left(\frac{2Ph}{2}\right)$. Ferner vereinigen sich die hinteren kloakalen Zellgruppen (Fig. 3 Kl_2) ebenfalls (Fig. 4 $2Kl_2$).

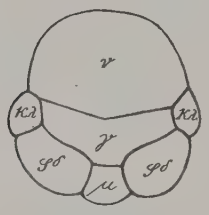


Fig. 2.

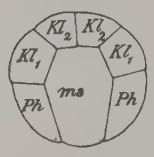


Fig. 3.

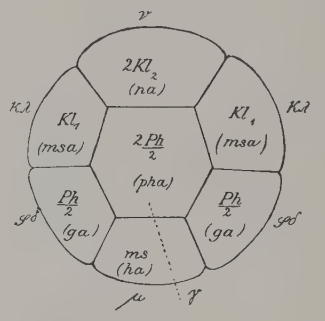


Fig. 4.

In der Knospung repräsentieren alsdann nach ULIANIN die paarigen Pharyngealstränge $\left(\frac{Ph}{2}\right)$ die Geschlechtsanlage (*ga*), die verschmolzenen Pharyngeallappen $\left(\frac{2Ph}{2}\right)$ die Anlage der Pharyngealhöhle (*pha*). Ferner geben die ersten paarigen Ausstülpungen der Kloakalhöhle (Kl_1) die Muskeln ab (*msa*), die verschmolzenen sekundären ($2Kl_2$) das Ganglion (*na*). Der unpaare Mesodermzellenhaufen (*ms*) endlich stellt die Herzanlage (*ha*) vor.

Uebereinstimmend gedeutet ist von beiden Autoren nur der hintere Lappen, er wird zum Nervensystem (*na*, ν), seine Herkunft aber ist auch zweideutig (vergl. Fig. 4, die GROBBEN'sche Deutung der Zellstränge ist mit dessen Bezeichnungen — siehe oben Fig. 2 — außerhalb der Textfig. 4 eingetragen). Was die Deutungen der übrigen Zellgruppen anlangt, so stellt das nach GROBBEN Kloakalanlage (κλ) dar, was nach ULIANIN als Muskelanlage (*msa*) gilt. Die Pharyngealanlagen bei GROBBEN (φδ) sollen nach ULIANIN Geschlechtsstränge sein (*ga*), umgekehrt repräsentiert nach GROBBEN der centrale Geschlechtsstrang (γ) bei ULIANIN die Pharyngealanlage (*pha*). Endlich deutet GROBBEN das als Muskel- und Herzanlage (μ), was ULIANIN als Herzstrang (*ha*) bezeichnet. Nicht weniger widersprechend sind, wie sich zeigte, die Angaben über die Herkunft der einzelnen Zellgruppen.

Von mir wurde die Stoloanlage auf allen Larvenstadien von *D. denticulatum* und *D. Mülleri*, welche mir zur Verfügung standen, sowohl in toto als auch auf zahlreichen Schnittserien untersucht. Vorausgreifend möchte ich bemerken, daß das, was ich über die Zusammensetzung des Stolos und die spätere Umlagerung der Stränge ermitteln konnte, in hohem Grade mit dem übereinstimmt, was schon GROBBEN fand. Zu den komplizierten Abspaltungen und Verschmelzungen, welche ULIANIN angiebt, kommt es, wie sich zeigen wird, in der That nicht.

Als erstes Zellelement, welches sich an dem Aufbau des Stolo prolifer beteiligt, tritt ein Mesodermzellenhaufen auf. Bereits auf dem frühesten von mir beschriebenen Larvenstadium, zu der Zeit also, wo der Larvenkörper seine größte Längsausdehnung aufweist, läßt er sich nachweisen (Taf. XI, Fig. 1 *mss*). Er liegt scharf abgegrenzt an der Ventralseite des hinteren Körperabschnittes, und zwar in dem Winkel, welchen die nach vorn vordringenden Mesodermzellen zwischen dem Ektoderm und dem Entodermrohre gebildet haben. Die Zellen dieses Haufens zeichnen sich, wie gefärbte Schnittpräparate zeigen, von dem übrigen Mesoderm durch dichtes Plasma aus (Taf. XII, Fig. 10). Ueber seine Genese kann ich, wie bereits hervorgehoben, nichts ermitteln, da ich noch jüngere Larven nicht besaß. Nach ULIANIN schnürt er sich vom Mesoderm auf frühen Stadien ab. Diesem ersten Zellstrang folgen, wie ULIANIN (1884, S. 62) bereits angiebt, zwei seitliche solide Ausstülpungen „in den unteren hinteren Winkeln der Pharyngealhöhle“ (Taf. XIII, Fig. 1; Taf. XIII, Fig. 7 *phs*). Taf. XV, Fig. 3 zeigt einen Querschnitt durch die Taf. XIV, Fig. 8 dargestellte Stoloanlage einer jungen Larve von *D. Mülleri*. Wir treffen das Herzbläschen (*hz*) seitlich umgeben von je einem soliden Zellzapfen (*phs*), welche als die Ausstülpungen der Pharyngealhöhle sich erweisen, hinter jenem (distal) liegt der Mesodermzellenhaufen (*mss*). Die Böden der Pharyngeal- und Kloakalhöhle haben sich auf diesem Stadium bereits dicht aneinander gelegt. Die Kloakalhöhle ist im Begriff, weitere Zellgruppen zum Aufbau des Stolos zu liefern. Wir finden jederseits nahe ihrer vorderen Begrenzung einen soliden Zellzapfen gegen die Ventralfläche vordringend (Taf. XIV, Fig. 8 *cls*). Taf. XIV, Fig. 9 zeigt diese Kloakalausstülpungen weiter ausgebildet, sie haben die Länge der beiden pharyngealen nahezu erreicht. Wir begegnen ihnen entsprechend auf Querschnitten (Taf. XV, Fig. 4), welche durch die Stoloanlage dieser Stadien geführt sind, fest eingefügt zwischen dem Mesodermhaufen (*mss*), den Aussackungen der Pharyngealhöhle (*phs*) und dem Herzbläschen (*hz*). An dem letzteren treten wichtige Veränderungen auf, welche ebenfalls zu seiner Mitbeteiligung am Aufbau des Stolos führen. Es beginnt sich nämlich auf diesen Stadien die basale Wand des Herzbläschens stark zu verdicken, das Lumen wird infolgedessen nach oben verlagert. Die Verdickung schreitet auf den folgenden Stadien rasch vorwärts und erreicht bald eine solche Mächtigkeit, daß das Herz zwischen den lateralen Strängen herausgehoben und an die Dorsalseite der gesamten Stoloanlage gerückt erscheint (Taf. XIV, Fig. 10; Taf. XV, Fig. 8). Dabei ist die basale Wand des Herzbläschens (*hzs*) ventral in inniger Berührung mit den hohen Zellen des Körperektoderms (*ekt*) geblieben, nach hinten legt sie sich fest dem Mesodermhaufen (*mss*) an. Dieser ist gleichzeitig dichter zwischen die lateralen Stränge hineingerückt (Taf. XIV, Fig. 10) und erfährt in dorsoventraler Richtung ebenfalls eine bedeutende Dickenzunahme, so daß er bald die Höhe der übrigen Zellstränge erreicht, welche ihn seitlich begrenzen (Taf. XIV, Fig. 11). Von den beiden hinteren lateralen, den Kloakallappen (*cls*) aus, erfolgt jetzt auch

die Bildung von zwei neuen Strängen (Taf. XIV, Fig. 10 *cls'*). Wie erwähnt, läßt sie ULIANIN dadurch hervorgehen, daß jene beiden Kloakalausstülpungen an ihrem freien ventralen Ende gegen die Kloakalhöhle umbiegen. Ich habe diesen Vorgang weder an der Stoloanlage in toto, noch auf Schnitten durch sie konstatieren können und muß entweder annehmen, daß mir gerade das fragliche Stadium fehlte, oder die Bildung dieser sekundären Kloakallappen in anderer Weise erfolgt. Fast möchte ich das letztere glauben. Was ich an den Stadien beobachtete, welche die zwei Kloakalstränge eben in schwacher Ausbildung zeigten, erweckte in mir den Eindruck, als gingen sie aus einer Abspaltung von den primären Ausstülpungen der Kloake hervor. Allein ich möchte diesen Beobachtungen aus dem eben erwähnten Grunde nicht Gewicht beilegen und mich begnügen, darauf hingewiesen zu haben. Sicher aber ist, daß das zweite Paar lateraler Stränge den hinteren lateralen ihre Entstehung giebt. Diese 6 seitlichen Aussackungen der Pharyngeal- und Kloakalhöhle drängen nach unten gegen das Ektodermpolster vor, so daß sie wie in dasselbe eingelassen erscheinen (Taf. XV, Fig. 7), während sich zwischen ihnen ein kurzes Ektodermsäulchen gegen die verdickte basale Herzwand (*hzs*) und gegen den Mesodermzellenhaufen vorbuchtet. Letzterer wächst also nicht gegen die Bauchseite des Herzens hinein, wie ULIANIN meint, denn diese selbst stellt, mächtig verdickt, einen von ULIANIN übersehenen, achten Zellstrang dar, der sich mit an der Bildung des Stolos beteiligt. Wiederum geben Querschnitte sicheren Aufschluß über die jetzt obwaltenden Verhältnisse des Aufbaues (Taf. XV, Fig. 6). Wir erhalten auf diesen Stadien thatsächlich **acht** deutlich von einander gesonderte Zellstränge durch die ganze Höhe der Stoloanlage (Taf. XIV, Fig. 11), wie GROBBEN bereits völlig zutreffend angiebt, ohne allerdings die Abstammung der hintersten lateralen (*cls'*) und der beiden centralen unpaaren (*mss* und *hzs*) Stränge erkannt zu haben. Betrachten wir die Stoloanlage dagegen auf früheren Stadien, wo die Entstehung der hinteren lateralen Lappen von den Ausstülpungen der Kloakalhöhle noch nicht stattgefunden hat (Taf. XIV, Fig. 9; Taf. XV, Fig. 4), so sind es natürlich sechs Zellgruppen, welche sie zusammensetzen. An noch jüngeren Tieren treffen wir nur vier Stränge an (Taf. XV, Fig. 3), nämlich dann, wenn die kloakalen Ausstülpungen noch fehlen. Niemals aber sind es 5, wie ULIANIN meint. Es stellt sich somit heraus, daß die beiden vorderen paarigen Zellgruppen (*phs*) von der Pharyngealhöhle aus entstehen, die vier folgenden seitlichen (*cls*, *cls'*) der Kloakenhöhle ihren Ursprung verdanken. Der vordere unpaare Strang (*hzs*) ist ein Abkömmling des Herzbläschens, der hintere der Mesodermhaufen (*mss*).

Der von ULIANIN (1884, S. 63) gezeichnete optische Querschnitt mit einem unpaaren centralen Zellstrange (siehe oben S. 126, Textfig. 3) entspricht dem wirklichen Verhalten, wie schon GROBBEN's Befunde beweisen, in keinem einzigen Falle. Es nehmen immer zwei deutlich gegeneinander abgegrenzte unpaare Zellgruppen den centralen Teil zwischen den lateralen Lappen ein. Ich habe auch niemals gesehen, daß die hinteren Kloakallappen (Kl_2 Textfig. 3, S. 126) diese mittlere Zellenmasse, die eben von ULIANIN fälschlich als ein Strang angesehen wurde, umgriffen hätten. Auch sagittale (dorsoventrale) Längsschnitte durch den Centralteil der Anlage lassen deutlich nicht nur die Zweiteilung erkennen (Taf. XV, Fig. 8), sondern beweisen auch, daß der vordere (proximale) der beiden Lappen (*hzs*) ein Abkömmling des Herzens ist. Beide Bildungen, der Strang und das spätere Pericardialsäckchen, repräsentieren noch eine durch-

aus einheitliche Anlage (vergl. auch Taf. XV, Fig. 7). Eine schärfere Kontur zwischen den Zellen, die ventral das Lumen des Pericardialsäckchens (*pch*) umschließen, und denen der Zellgruppe unter ihm (*hzs*), läßt sich nicht nachweisen, weil diese eben nichts anderes ist, als die stark verdickte basale Wand des ursprünglichen Herzbläschens, genauer, des Pericardialsäckchens. Eine Bestätigung dieser Verhältnisse scheint auch der von GROBBEN (1882, Taf. IV, Fig. 22) gegebene optische Längsschnitt durch die Stoloanlage einer Larve von *D. Mülleri* zu enthalten[1]). Er zeichnet den mit μ benannten „Herzstrang" (unter φδ, dem Abkömmling der Pharyngealhöhle liegend) dorsal in Anlehnung an die ventrale Pericardialwand (*pc II*), ohne sich allerdings über die Herkunft dieses von ihm als Mesoderm gedeuteten Stranges auszusprechen.

Wie schon GROBBEN und ULIANIN übereinstimmend berichten, ist mit der bezeichneten Ausbildung die definitive Gestaltung des Stolos keineswegs erreicht. Sie wird aber vollzogen ohne die komplizierte Umlagerung der Stränge, die ULIANIN angiebt. Sobald die hinteren Kloakallappen in ihrer ganzen Länge ausgebildet sind (Taf. XV, Fig. 6), beginnen sie zwischen die beiden unpaaren centralen Stränge (*hzs* und *mss*) vorzudringen; sie zwängen beide auseinander, um sich zwischen ihnen in der Achse des Stolos zu vereinigen (Taf. XV, Fig. 5).

Das Vordringen beginnt scheinbar immer im dorsalen Teil der Stoloanlage und schreitet gegen den ventralen fort, wenigstens finden wir auf Querschnitten, die durch den oberen Abschnitt geführt sind, den hinteren Mesodermstrang (*mss*) schon vom Herzstrang (*hzs*) getrennt (Taf. XV, Fig. 5), auf tiefer gelegenen beide noch aneinander stoßend (Taf. XV, Fig. 6). Je weiter entwickelt die Anlage ist, um so breiter erscheint diese centrale Masse (*cls*), welche aber auch noch Anteil hat an der peripheren Begrenzung, und zwar eben durch jene beiden Divertikel, aus deren axialer Verschmelzung sie hervorging. Die Querschnitte Taf. XV, Fig. 9, 10 lassen diese Verhältnisse erkennen. Der erstere ist durch eine Stoloanlage einer alten Larve von *D. denticulatum* geführt, deren Schwanz bereits vollständig in den Körper einbezogen, die also etwa gleichaltrig war mit der in Taf. XV, Fig. 2 dargestellten. Taf. XV, Fig. 10 zeigt einen Querschnitt durch die Stoloanlage einer alten Larve von *D. Mülleri*, die auf derselben Entwickelungsstufe stand.

Während dieser Zeit vollziehen sich Veränderungen mehr äußerlicher Natur, wenn wir so wollen. Die Ausstülpungen der Pharyngeal- und Kloakalhöhle trennen sich schließlich von ihrem Mutterboden ab (Taf. XIV, Fig. 12), nachdem die Verbindungsbrücken sich ständig verschmälert haben und zuletzt nur noch als dünne Ligamente vorhanden

1) Von ULIANIN ist diese Abbildung mißverstanden worden. Zunächst ist es unzutreffend (ULIANIN 1884, S. 63 Anm.), daß GROBBEN „mit dem Buchstaben μ (Mesoderm) und φδ (Pharynx) zwei benachbarte Zellen eines und desselben Zellstranges (von der Pharyngealhöhlenwand abstammend) bezeichnet" habe. ULIANIN hat die allerdings sehr feine Linie, die Kontur des Mesodermstranges μ, der unter dem Pharyngeallappen liegt, übersehen. Die Abbildung ist sicher nicht „sehr wenig überzeugend und der Natur wenig treu". GROBBEN hat weder den Mesodermzellenhaufen, noch die dritte paarige Zellenmasse übersehen, giebt auch nicht an, daß der als Geschlechtsanlage gedeutete Strang γ von der Kloake herrühre, wie ULIANIN meint, wenn er schreibt: „. . . von denen die zwei mittleren von der Kloakenwand sich abgeschnürt haben, während die zu beiden Seiten von ihnen liegenden von der Pharyngealhöhlenwand geliefert sind." Diese letztere falsche Behauptung erklärt sich nur so, daß ULIANIN die Zeichnung körperlich deutete und also den von GROBBEN als Gehirnanlage (*v*) gedeuteten Strang als die korrespondierende Ausstülpung der Pharyngealhöhle auf der rechten Körperseite ansah und ebenso in dem Geschlechtsstrange (γ) die gegenüberliegende Kloakalausstülpung erblickte. Keines davon hat GROBBEN jedoch so bezeichnet oder gar verstanden. Meine Beobachtungen stimmen mit diesem idealen Sagittal-(Dorsoventral-)Längsschnitt vollständig überein. In der von ULIANIN als „noch ungenügender" bezeichneten GROBBEN'schen Fig. 23, Taf. IV, ist mit μ ganz richtig der vordere unpaare Strang bezeichnet, der allerdings, wie ich zu zeigen versuchte, von der Herzanlage abstammt, welche ULIANIN in diesem Zellstrange selbst sieht.

waren (Taf. XIV, Fig. 11). Die Loslösung beider Ausstülpungen erfolgt wohl annähernd gleichzeitig, einige Male sah ich allerdings die Verbindung der pharyngealen Lappen etwas länger bestehen als die der kloakalen. Mit fortschreitender Entwickelung greift auch eine Lageveränderung des Stolos insofern Platz, als er sich etwas schräger zur Längsachse des Körpers stellt, so daß wir berechtigt sind, seine hintere Fläche auch als dorsale, seine vordere als ventrale zu bezeichnen (Taf. XIV, Fig. 12).

Wenn wir zu der Anordnung der Stränge zurückkehren, so sei zunächst auf den Querschnitt Taf. XV, Fig. 11 verwiesen, der durch den oberen Teil des Stolos einer jungen Amme von *D. denticulatum* geführt wurde, auf deren Rückenfortsatz sich bereits eine Knospe fixiert, deren Stolo somit schon abgeschnürt hatte. Trotzdem also ein bedeutend älteres Stadium vorliegt, als das zuletzt (Taf. XV, Fig. 9) gezeichnete, zeigt er, daß die in der Achse verschmolzenen hinteren Kloakallappen (*cls'*) noch nach außen hervorragen. Ein Querschnitt, der demselben Stolo weiter ventral entnommen ist (Taf. XV, Fig. 12), läßt dagegen erkennen, daß hier die fragliche Zellenmasse vollständig ins Innere verlagert ist und nicht mehr an der äußeren Begrenzung teilnimmt. Rechts und links neben den dorsalen (hinteren) Strang (*mss*) sind nunmehr die vorderen Kloakallappen (*cls*) getreten. Diese gegenseitige Lage der Stränge bleibt zeitlebens im Stolo bestehen. Wir treffen auch am völlig ausgebildeten Organ im oberen Teile beide hintere Kloakallappen (*cls'*) an der peripheren Begrenzung teilnehmend (Taf. XVI, Fig. 2), im ventralen dagegen völlig in das Innere verlagert (Taf. XVI, Fig. 3, 4).

Mit dieser eben geschilderten Verschmelzung der hinteren kloakalen Lappen befinde ich mich in Uebereinstimmung mit den GROBBEN'schen Befunden; dieser Forscher konnte auch nur diese eine Verschmelzung und keine weitere konstatieren. Ich habe gleich GROBBEN, entgegen ULIANIN, weder von einer Verschmelzung der hinteren Kloakallappen an der Peripherie noch von einer Abspaltung an den Pharyngealsträngen, die zu einer Verschmelzung der Teilstücke führen soll, etwas bemerkt (vergl. Textfig. 4, S. 126).

Was die histologische Beschaffenheit der Zellgruppen anlangt, so gleichen sich diese alle bis auf den unpaaren dorsalen Mesodermstrang (*mss*). Er setzt sich aus Zellen mit sehr großen, chromatinreichen Kernen zusammen, welche sich deutlich schon auf den frühesten Entwickelungsstadien von denen der anderen Zellgruppen unterscheiden (Taf. XV, Fig. 11). Die Zellen aller übrigen Stolokonstituenten sind auf mittleren Entwickelungsstadien auffällig groß, was schon KEFERSTEIN und EHLERS (1861, S. 59) hervorheben. Sie besitzen aber einen im Vergleich zum Zellleib winzigen Kern mit einem Kernkörperchen, welches jenen wieder fast ganz erfüllt. Das Plasma erscheint durchaus dicht und homogen. Die Zellen innerhalb eines Stranges sind dabei meist ebenso scharf gegeneinander abgehoben, wie die benachbarten Stränge unter sich. Dieses histologische Bild erhält sich bis in die Zeit der völligen Ausbildung. Mit der Verjüngung des ventralen Teiles eines Stolos, welcher bereits abschnürt, tritt in diesem Abschnitt eine andere Beschaffenheit zu Tage (Taf. XV, Fig. 12). Die Zellen sind kleiner geworden, so daß ein und derselbe Strang jetzt von einer größeren Anzahl zusammengesetzt wird, als es weiter dorsal der Fall ist. So treffen wir z. B. in einem Pharyngeallappen dorsal (Taf. XV, Fig. 11) etwa 4 Zellen auf einem Querschnitt an, weiter ventral dagegen (Taf. XV, Fig. 12) über das Doppelte, wobei zu beachten ist, daß sich die Größe des Querschnittes noch verringert hat.

Wenn ich mich jetzt, am Schluß des Kapitels über die Entwickelung des Stolo prolifer, der weiteren Darstellung vorausgreifend, noch der Frage zuwende, welchen Organen der Knospe die einzelnen Konstituenten im Stolo ihre Entstehung geben, so geschieht es wesentlich deshalb, um daran eine vergleichende Betrachtung des Stoloaufbaues bei anderen Tunicatengruppen anzuschließen.

Ich kann bis auf die Deutung der vorderen unpaaren Zellgruppe die betreffenden Angaben Ulianin's bestätigen (vergl. oben S. 126), während, wie sich zeigte, die Abstammung der einzelnen, bestimmt gelagerten Stränge nach den Beobachtungen von Grobben und mir wesentlich anders sich darstellt, als dieser Forscher es beschrieben hat. (Ich verweise zum besseren Verständnis des Folgenden auf die nebenstehende Textfig. 5. Sie giebt die Konturen eines Querschnittes durch eine Geschlechtsurknospe vom Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. denticulatum* wieder. Die Bezeichnungen für die Herkunft der Stränge sind in diese eingetragen. Die Abkürzungen für die Deutung der Stränge [d. h. für die Organe der Knospe, welche aus ihnen entstehen] stehen außerhalb. Ich erlaube mir, der Einfachheit halber die Bezeichnungen anzuwenden, welche Ulianin gebraucht. Die Deutung, welche Grobben den Strängen giebt, ist mit dessen Bezeichnung [siehe oben S. 125] eingetragen.) Auch nach dem, was ich in der frühesten Knospenentwickelung ermitteln konnte, repräsentiert die dorsale (hintere) unpaare Zellenmasse (*mss*) die Nervensystemanlage (*na*, ν), wie übereinstimmend Grobben und Ulianin angeben. Auf ihre von den Autoren verschieden gedeutete Entstehung und Herkunft soll sogleich nochmals eingegangen werden. Die in der Achse gelegene Gruppe (*cls'*) liefert die Pharyngealhöhle der Knospe (*pha*; Grobben: Geschlechtsorgane γ). Was seitlich an die Nervensystemanlage anschließt (*cls*), giebt die Muskeln (*msa*; Grobben: Kloakalanlage κλ). Von den vorderen paarigen Strängen (*phs*) nehmen die Geschlechtsorgane (*ga*) ihre Entstehung (Grobben: Pharyngealhöhle φδ). Endlich giebt der vordere unpaare Zellkomplex (*hzs*) weder die Muskeln und das Herz, wie Grobben will (μ), noch nach Ulianin das Herz allein (*ha*), da dieses sich, wie ich noch zu beweisen haben werde, in den Knospen von der Pharyngealhöhle aus abschnürt. Eine Deutung dieser Gruppe wage ich nicht auszusprechen. Eine Kloakalanlage, die Grobben in den lateralen Lappen (*cls*) erblickt, fehlt thatsächlich, wie Ulianin schon betont hat. Die Kloakalhöhle legt sich auch bei den Knospen zwar nicht als unpaare, wie Ulianin lehrt, so doch als ursprünglich paarige Ektodermeinstülpung an. Ich werde diese Behauptung noch zu begründen haben.

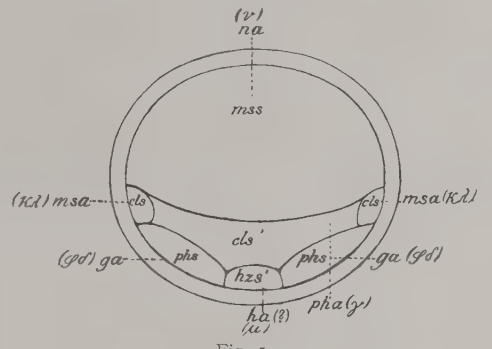


Fig. 5.

Wenn es, wie ich glaube, schon nicht leicht wird, diese verschiedenen Angaben über die Deutung der Stolokonstituenten auseinanderzuhalten, so ist es noch mühevoller, sich ein klares Bild darüber zu verschaffen, auf welche Weise die einzelnen Zellgruppen, wie sie im ausgebildeten Stolo vorliegen, nach den verschiedenen Autoren zu stande kommen, und endlich, von welchem Keimblatt sie dann abstammen. In Bezug auf diesen letzten Punkt herrscht eine nicht geringe Verwirrung, so daß es vielleicht gerechtfertigt erscheinen dürfte, wenn ich bei der Wichtigkeit der Sache darauf näher eingehe.

Zum besseren Verständnis des Folgenden sei vorausbemerkt, daß, wie wir oben sahen, nach ULIANIN die Larve eines Entoderms entbehrt, da ja die Pharyngealhöhle inkl. Verdauungstraktus, wie er in seiner Monographie (1884, S. 52, 53, 57, 67) angiebt, aus einer Ektodermeinstülpung hervorgehen soll. Ich glaube jedoch oben (S. 103, 104) nachgewiesen zu haben, daß diese Behauptung nicht den Thatsachen entspricht[1]).

Unter Berücksichtigung dessen und der von GROBBEN und mir übereinstimmend beobachteten einzigen Verschmelzung der Stränge ergiebt sich nun bezüglich der Abstammung derselben folgendes als einigermaßen sichergestellt. Vergl. dazu Textfig. 5.

Das Nervensystem der Knospe ist mesodermal, als Abkömmling vom „Mesodermzellenhaufen" (*mss*), wenn dessen Abschnürung vom Mesoderm auf frühen Larvenstadien, wie es ULIANIN beobachtet hat, zutrifft. GROBBEN läßt die Nervensystemanlage ebenfalls, wie auch ich beobachtete, aus den hinteren unpaaren Lappen (*v*) hervorgehen, giebt aber dessen Abstammung nicht an. Nach ULIANIN ist das Ganglion ektodermal, weil es aus der Vereinigung der hinteren Kloakallappen ($2Kl_2$, Textfig. 3, 4, S. 126) entsteht, eine Beobachtung, welcher GROBBEN und ich widersprechen müssen.

Die Pharyngealhöhle der Knospe stammt vom Ektoderm ab, weil sie aus der Verschmelzung der hinteren lateralen Lappen (*cls'*) hervorgeht, wie GROBBEN und ich konstatierten und deren Abkunft von den primären Ausstülpungen der ektodermalen Kloakalhöhle der Larve ULIANIN und ich beobachteten. Bei ULIANIN würde die Pharyngealhöhle der Knospe ebenfalls ektodermal sein, aber aus ganz anderen Gründen. Der fragliche Strang *cls'* $\left(\text{Textfig. 4, S. 126 } \frac{2Ph}{2}\right)$ geht nach seinen Beobachtungen durch Abspaltung aus den Ausstülpungen der larvalen Pharyngealhöhle hervor $\left(\frac{Ph}{2}\right)$, dem GROBBEN und ich widersprechen. Diese ihrerseits entsteht nach ULIANIN eben als Ektodermeinstülpung, was, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, nicht zutrifft.

Ektodermaler Abstammung sind auch die Muskeln der Knospe, wie ULIANIN und ich behaupten, als Derivate der vorderen kloakalen Ausstülpungen (*cls*). Nach GROBBEN repräsentieren diese die Kloakalnanlagen der Knospe. Die Muskeln gehen nach ihm aus dem vorderen unpaaren Mesodermstrange (*μ*) hervor, über dessen Abkunft er aber nichts mitteilt.

Die Geschlechtsorgane gehen aus dem Entoderm der Pharyngealausstülpungen (*phs*) der Larve hervor. Da die Pharyngealhöhle derselben nach ULIANIN ektodermal sein soll, was ich bestritt, würden die Anlagen nach diesem Forscher dem äußeren Keimblatt angehören. GROBBEN läßt aus den Pharyngealsträngen wieder die Pharyngealhöhle der Knospe entstehen.

1) In seiner ersten Mitteilung (1881, S. 476) bezeichnet er diese Einstülpung bald als ektodermal, bald als entodermal, letzteres besonders auch in Bezug auf die Stolobildung, an welcher vier Ausstülpungen des Entoderms teilnehmen sollen. Da aber auch nach seinen Angaben die Kloakalhöhle der Larve als Ektodermeinstülpung auftritt, so ist nicht einzusehen, wo jene vier Entodermausstülpungen herkommen sollen. In seiner Monographie (1884, S. 61) steht in Bezug darauf auch: „Ich zeigte, daß an der Bildung dieses Organes alle Hauptteile des Körpers der Larve teilnehmen." GROBBEN citiert (1882, S. 31) diese Angabe ULIANIN's, ohne sich aber mit ihr auseinanderzusetzen. In konsequenter Durchführung der ULIANIN'schen Angaben fehlt jedoch im Stolo das Entoderm völlig, während das Ektoderm alle Zellstränge bis auf den Herzstrang aufbauen würde.

Das Herz soll, wie Grobben und Ulianin angeben, von der vorderen unpaaren Zellgruppe (*hzs*) abstammen. Grobben läßt auch die Muskeln von dem als Mesoderm angesprochenen Strange entstehen. Dieser ist nach Ulianin's Ausführungen der „Mesodermzellenhaufen", der in Wirklichkeit die Nervensystemanlage giebt, wie Grobben und ich nachwiesen. Nach Grobben's Angaben aber ist er identisch mit meinem vom Larvenherzen stammenden Strange (*hzs*), den Ulianin übersehen hat. Wie erwähnt, haben wir keine Herzanlage im Stolo, da das Herz der Knospe aus ihrer Pharyngealhöhle entsteht. Unter der Voraussetzung, daß das Herz der Larve thatsächlich auch entodermaler Abkunft sei, woran ich nicht zweifeln möchte, würden wir also in dieser Zellgruppe ein Entodermgebilde vor uns haben. Ueber seine Deutung wage ich nichts auszusprechen.

Wenn wir angesichts dieser außerordentlich widersprechenden Angaben über Herkunft, Umlagerung und Deutung der Stolokonstituenten zweier so ausgezeichneter Forscher nach dem Grunde dieser Erscheinung fragen, so muß zunächst angeführt werden, daß neben der Untersuchung der Objekte in toto nur auf Grund zahlreicher Schnittserien einigermaßen sichere Aufschlüsse in diesen Fragen zu erhalten sind. Ulianin hat aber fast vollständig auf die Schnittmethode verzichtet, sowohl was den Aufbau des Stolos, als auch die Knospenentwickelung anlangt. So konnte es geschehen, daß er im ersteren Falle zum Teil zu Resultaten gelangte, die, wie Grobben und ich übereinstimmend nachwiesen, den Thatsachen nicht entsprechen. Der Deutung der Stränge tritt besonders die außerordentliche Kleinheit der eben fixierten Knospen erschwerend entgegen, in denen dann der einzelne Strang oft nur noch durch eine oder wenige Zellen im Querschnitt repräsentiert wird.

Die Zugehörigkeit der einzelnen Knospenorgane, wie sie aus den betreffenden Zellgruppen des Stolos hervorgehen, zu den Keimblättern, muß nach den Angaben, die ich unter sorgfältiger Prüfung der Resultate der genannten Forscher gemacht habe, zum Teil höchst befremdlich erscheinen.

Ehe wir jedoch näher auf diesen Punkt eingehen, sei es gestattet, die übrigen Gruppen der Tunicaten zu berücksichtigen, denen eine Knospung mittels Stolo prolifer zukommt.

Es kann kein Zweifel obwalten, daß der ventrale Stolo prolifer von *Doliolum* dem der Ascidien, wo ein solcher vorliegt, der Pyrosomen und Salpen homolog ist, wie bereits Grobben (1882, S. 84), Ulianin (1884, S. 102 ff.) und Korschelt und Heider (1893, S. 1379) hervorheben. Es liegt nicht in meiner Absicht, mich auf Einzelheiten der Knospung verschiedener Ascidiengruppen einzulassen, so viel des Interessanten sie auch im einzelnen bieten möge. Ein gemeinsamer Zug charakterisiert jedoch die Anlage der Knospe, bezw. die Ausbildung des Stolos, wo wir von einem solchen reden dürfen, bei allen Ascidien insofern, als wir dann immer dreischichtige, bläschen- und schlauchförmige Bildungen antreffen. Es stellt die äußere Schicht in allen Fällen eine Fortsetzung des mütterlichen Ektoderms dar, die nächstfolgende, welche die primäre Leibeshöhle, d. h. den Raum zwischen dieser äußeren und innersten, erfüllt, gehört dem Mesoderm an. Bezüglich der Zugehörigkeit des innersten Bläschens zu einem der Keimblätter unterscheiden sich, soweit bis jetzt nachgewiesen, die Botrylliden und Polystyeliden wesentlich von den übrigen knospenden Ascidien. Bei den letzteren gehört das innerste Bläschen als Abkömmling des mütterlichen Darmrohres (im weiteren Sinne) dem Entoderm an, während es bei den Botrylliden nach den über-

einstimmenden Angaben von OKA (1892), PIZON (1892 u. 1893) und HJORT (1893, 1895, 1896) aus einer Ausstülpung des parietalen Blattes des mütterlichen Peribranchialsackes hervorgeht, somit also ektodermal sein muß, da die Peribranchial-(Kloakal-)Bläschen der Ascidienembryonen, wie nicht mehr zu bezweifeln ist (vergl. oben S. 110), auch rein ektodermale Bildungen sind.

Wenn nun berichtet wird, daß in beiden Fällen die verschiedenartigsten Organe, wie der Kiemendarm und Verdauungstraktus, das Nervensystem, die Peribranchialsäcke, endlich auch das Herz der Knospe, aus der inneren Blase entstehen, so müssen alle diese Organe in dem einen Falle vom Ektoderm, im anderen vom Entoderm abstammen. Nur die Geschlechtsorgane und Muskeln sind immer mesodermaler Abkunft. Teilweise widersprechend sind dabei allerdings die Angaben über die Abstammung des Nervensystems. Während SEELIGER (1882) ursprünglich geneigt war, bei *Clavelina* eine mesodermale Entstehung anzunehmen, lassen es VAN BENEDEN und JULIN (1887) hier vom Ektoderm der äußeren Blase entstehen. Dagegen hatte schon KOWALEWSKY (1874) für *Perophora, Amaroecium* und *Didemnum* seine Entstehung von der inneren entodermalen Blase angegeben, Befunde, welche neuerdings von HJORT (1893) nicht nur für *Botryllus* (entgegen OKA 1892 und PIZON 1882), sondern auch bei Polycliniden bestätigten wurden. Von HJORT und BONNEVIE (1895) wurde dieselbe Abstammung des Nervensystems auch für *Distaplia* festgestellt (entgegen SALENSKY 1893). Endlich hat BONNEVIE (1896) auch für *Diplosoma* (in Uebereinstimmung mit CAULLERY 1894) und für *Sarcobotrylloides* und *Polycyclus* die gleiche Entstehung nachgewiesen.

Wenn wir diese Befunde über die Abstammung der Organe bei Ascidienknospen zunächst nicht weiter verfolgen, sondern nur noch den Aufbau des Ascidienstolos, bezw. der primitiven Knospe ins Auge fassen, so muß auffallen, daß beide Bildungen viel einfacher zusammengesetzt sind als der Stolo bei *Doliolum*. Wir treffen nur drei Schichten, welche in dem einen Falle allen drei Keimblättern, im anderen nur dem Ekto- und Mesoderm angehören.

Nicht viel komplizierter ist der Stolo der Pyrosomen zusammengesetzt. Er besteht aus einem umhüllenden Ektoderm, der Fortsetzung der Epidermis des Muttertieres, und einem centralen Entodermrohr, welches eine Aussackung des mütterlichen Kiemendarmes darstellt, und endlich aus einer mesodermalen Zellenmasse. Nach den Untersuchungen von SEELIGER (1889) differenziert sich die letztere im Stolo bereits in einen Genitalstrang, zwei Peribranchialröhren und das Nervenrohr. Das Entodermrohr des Stolos liefert den Kiemendarm inkl. Verdauungstraktus. Das Herz entsteht aus einer Gruppe freier Mesenchymzellen. Somit treffen wir im Stolo von *Pyrosoma* wiederum Derivate aller drei Keimblätter an. Sie setzten aus der umhüllenden Ektodermschicht, aus drei unpaaren (Nervenrohr, Entodermrohr und Genitalstrang) und einem paarigen Strange (den Peribranchialröhren) den Stolo zusammen. Im Gegensatz zu den entsprechenden Verhältnissen bei Ascidien scheint nach SEELIGER dem Mesoderm die Rolle zuzufallen, so verschiedenartige Organe, wie Nervensystem, Geschlechtsorgane, Peribranchialröhren, Muskeln und Herz es sind, aufzubauen. SALENSKY (1892) widerspricht allerdings der mesodermalen Abkunft der Peribranchialröhren und des Nervensystems. Nun sind dieser Arbeit SEELIGER's über die Knospung bei *Pyrosoma* die Untersuchungen von BONNEVIE (1896) gefolgt, welche denen von SEELIGER teilweise widersprechen, indem letztere nachweist, daß nicht nur die Peribranchialröhren, sondern auch das Nervensystem aus dem centralen Entodermrohr hervorgehen. Damit wäre eine wesentliche Uebereinstimmung mit den Knospungsvorgängen bei Ascidien festgestellt.

Bezüglich der Abstammung der einzelnen Stränge im Salpenstolo ergeben sich aus den Mitteilungen der Autoren zahlreiche Widersprüche, doch scheint er ganz analoge Verhältnisse in der Zusammensetzung zu repräsentieren, wie der Stolo der Pyrosomen. Ich darf mich der Kürze halber vielleicht auf die jüngsten Berichte über diesen Gegenstand von Korotneff (1894) beschränken, der, gestützt auf eigene Untersuchungen, die verschiedenen Angaben einer Prüfung unterzieht.

Korotneff bestätigt nicht nur die Existenz der von Brooks (1886) zuerst nachgewiesenen „muscular tubes", sondern fand auch noch einen weiteren, bisher nicht beobachteten Strang, den er „Pericardialstrang" benennt, und als homolog den „Pericardialröhren" der Pyrosomen zu erachten scheint. Herzuleiten ist diese unpaare Zellgruppe von einem röhrenförmigen Auswuchse des Pericards. Bezüglich des Nervenrohres giebt Korotneff in Uebereinstimmung mit den letzten Befunden von Brooks (1893) eine ektodermale Entstehung an, entgegen Seeliger (1885), der auch für das Nervenrohr mesodermalen Ursprung konstatierte. Die strittige Frage nach der Herkunft der Peribranchialröhren, welch letztere bekanntlich Kowalewsky (1868) von der Kloake selbst, Salensky (1877) vom Pericard, Seeliger (1885) von freien Mesodermzellen ableitet, entscheidet er dahin, daß er sie vom Entoderm abstammen läßt. Somit erfreuen sich nur der mesodermale Genitalstrang und das Entodermrohr einheitlich gedeuteter Herkunft. Für die Abstammung des Herzens der Salpenknospen liegen insofern auch widersprechende Angaben vor, als Vogt (1854) und Brooks (1876) dasselbe als entodermal, die übrigen Autoren als mesodermal bezeichnen.

Es ist wohl nicht zu leugnen, daß angesichts dieser vielen widerspruchsvollen Angaben der Versuch gewagt erscheint, allgemeine Schlüsse über die Knospung im Tunicatenstamme zu ziehen. Schwer läßt sich, und selten wohl mit absoluter Sicherheit, entscheiden, ob im einzelnen Falle die thatsächlichen Verhältnisse richtig beobachtet wurden. Wenn es zur Zeit als ausgemacht gilt, daß es ein fruchtloses Beginnen ist, die Thatsachen der Embryonalentwickelung und Knospung unter einen Hut bringen zu wollen, wie es oft versucht wurde, so stehen sich dagegen speciell bei Beurteilung der Knospungsvorgänge noch zwei Ansichten gegenüber. Einerseits ist man geneigt, anzunehmen, „daß in der Knospe keines der wichtigeren Organe neu angelegt wird, sondern daß alle wichtigeren Organanlagen aus dem Muttertier in den Stolo und in die Knospen übergehen, während wirkliche Neubildung von Organanlagen nur im Embryo stattfindet" (Korschelt und Heider 1893, S. 1418). Andererseits giebt man auch für den Entwickelungsprozeß durch Knospung zu, daß Organe als Neubildungen auftreten können (Hjort 1895, 1896). Prüft man, ohne sich auf den einen oder anderen Standpunkt von vornherein zu stellen, daraufhin die verschiedenen Angaben über die Knospung, so wird man zugeben müssen, daß in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Thatsachen nicht zu Gunsten der ersteren Annahme sprechen.

Wenn wir uns zunächst an jene Befunde über die Knospungsvorgänge im Tunicatenstamme halten, welche als einigermaßen sichergestellt gelten dürfen, so soll zunächst erinnert sein an die entodermale Entstehung der Peribranchialröhren und des Nervensystems, wie sie sich bei den meisten Ascidienknospen verwirklicht findet. Die gemeinsame Anlage beider Organe stammt hier bekanntlich in letzter Linie vom mütterlichen Darmrohr (im weiteren Sinne) ab. Bewahrheitet sich ferner bei *Botryllus* und den Polystyeliden die Herkunft der inneren Blase

von der ektodermalen Peribranchialhöhle (woran wir nicht mehr werden zweifeln dürfen), so haben wir es in den Knospen jener Formen mit einem Kiemendarme und einem Herzen zu thun, welche von Ektoderm ausgekleidet sind, ganz abgesehen davon, daß auch hier das Nervenrohr aus dieser inneren und nicht aus der äußeren Ektodermblase hervorgeht.

Die Untersuchungen von BONNEVIE über den Stolo von *Pyrosoma* machen eine nicht zu verkennende Uebereinstimmung einerseits mit der Knospung der Ascidien und andererseits zum Teil mit den Verhältnissen am Salpenstolo wahrscheinlich, wie diese durch die letzten Untersuchungen von KOROTNEFF (1894) sich darstellen. Danach würden nicht nur bei dem größten Teile der Ascidienknospen, sondern auch bei *Pyrosoma* und *Salpa* die Peribranchialröhren vom Entodermrohr abzuleiten sein. Von einer Abstammung von dem gleichen Organe des Muttertieres würde also bei diesen Gruppen keine Rede sein können. Bezüglich der Abstammung des Nervenrohres aus der inneren Blase, bezw. von dem Entodermrohr des Stolos, bestände dann ebenfalls Uebereinstimmung zwischen Ascidien- und *Pyrosoma*-Knospen, während im Stolo der Salpen nach BROOKS (1893) und KOROTNEFF (1894) die Entstehung des Nervenrohres an das äußere Ektoderm anknüpft. Folgen wir den Angaben SEELIGER's, so ständen bei Salpen wie bei Pyrosomen das Nervenrohr und ebenso die Peribranchialröhren als mesodermale Gebilde wiederum in keiner Beziehung zu den gleichen Organen des Muttertieres, wenn man nicht, wozu KORSCHELT und HEIDER (1893, S. 1393) für *Pyrosoma* geneigt sind, zu der Hypothese greifen will, „daß in jenen Verbindungsgängen (zwischen den Ascidiozooiden) nach erfolgter Abschnürung der den einzelnen Ascidiozooiden zukommenden Abschnitte der Peribranchialröhren noch Reste der Peribranchialröhren in Gestalt unscheinbarer Zellgruppen zurückbleiben, die leicht mit Mesodermzellen verwechselt werden können, und aus denen sich dann die Peribranchialröhren der später zur Entwickelung kommenden Stolonen ableiten".

Wenn nun die genannten Forscher gerade die Verhältnisse am „Ventralstolo" von *Doliolum* für geeignet halten, die Annahme zu stützen, daß die Primärorgane der Knospe von denen des Embryos direkt abzuleiten seien, so möchte ich dagegen hervorheben, daß die Dinge eher für das entgegengesetzte Verhalten zu sprechen scheinen. Die Annahme von KORSCHELT und HEIDER ist völlig begründet, wenn man sich an die Deutung der Konstituenten des Stolos hält, welche GROBBEN ihnen zu teil werden läßt. Nach diesem Forscher erscheint allerdings die Pharyngeal- und Kloakalhöhle der Knospe von den Ausstülpungen der gleichen larvalen Höhlen erzeugt, und ferner soll das Herz aus einem von ihm als Mesoderm gedeuteten Strange hervorgehen. Allein diese letzten beiden Beobachtungen müssen entschieden als irrige bezeichnet werden; denn wir haben in den *Doliolum*-Knospen weder eine Kloakal- noch eine Herzanlage, da eben die Kloakalhöhle sich paarig vom Ektoderm aus einstülpt, das Herz aber entodermal als Ausstülpung des Kiemendarmes sich anlegt. Was die Abstammung der Pharyngealhöhle von der gleichen Bildung der Larve anlangt, so giebt schon ULIANIN an, und ich muß ihm darin beistimmen, daß im ausgebildeten Stolo nicht die beiden vorderen lateralen Stränge, sondern der centrale es ist, welcher die Pharyngealhöhlenanlage repräsentiert. Dieser ist aber, wie GROBBEN selbst und ich beobachtet haben, aus der Verschmelzung der hinteren lateralen Lappen hervorgegangen, deren Abkunft von den primären Kloakalausstülpungen ULIANIN und ich konstatierten. ULIANIN freilich gelangt auch zu einer Ableitung der Pharyngealhöhle der Knospe von den Ausstülpungen des gleichen Organs der

Larve, aber auf eine Weise, die, wie betont, weder GROBBEN noch ich bestätigen konnten. So muß denn die Pharyngealhöhle der *Doliolum*-Knospe thatsächlich als ektodermale Bildung angesprochen werden, abstammend von den Ausstülpungen der embryonalen Kloakalhöhle. Diese Thatsache ist nicht verwunderlicher als die der gleichen Entstehung des Kiemendarmes in den *Botryllus*- und Polystyelidenknospen.

Wenn eine Täuschung gerade bei der Deutung der Pharyngealhöhlenanlage in den jüngsten Knospen aus Gründen, die unten erörtert werden sollen, nahezu ausgeschlossen erscheint, so gilt dies ganz besonders auch noch für die Zellgruppe, welche das Nervensystem der Knospe liefert. Wenn die Beobachtung ULIANIN's richtig ist, daß der „Mesodermzellenhaufen" sich thatsächlich auf frühen Stadien vom Mesoderm abschnürt, dann muß auch das Ganglion der Knospe diesen Ursprung haben; denn es läßt sich kein Strang des Stolos durch die verschiedenen Entwickelungsstadien leichter verfolgen als dieser. ULIANIN's Angabe, daß sich die Zellgruppe, welche die Nervensystemanlage der Knospe abgiebt, aus der Verschmelzung der hinteren kloakalen Lappen aufbaue, ist nicht den Thatsachen entsprechend, wie GROBBEN und ich übereinstimmend fanden. Nach ULIANIN würde der Mesodermzellenhaufen das Herz geben. Er hat jedoch den 8. Zellstrang, den vom Larvenherzen abstammenden, übersehen. Bekanntlich leitet SEELIGER das Ganglion der *Pyrosoma*- und Salpenknospen auch vom Mesoderm ab. Muß diese Thatsache schon befremdlich erscheinen, so ist es in noch höherem Grade der Fall mit der Herkunft der Muskeln vom Ektoderm, der Geschlechtsorgane vom Entoderm. Beide Beobachtungen finden keine Analoga in der Reihe der übrigen Tunicatenknospen. „Verhält es sich indessen so, dann müssen nicht allein die Keimblätter, sondern selbst Material, welches schon angelegten Organen angehört, ganz undifferenziert sein können, und diejenige Auffassung der Keimblätter, daß diese bis in die kleinsten Teile schon für die Bildung bestimmter Organe modifiziert sind, kann nicht bei den untersuchten Tieren zutreffen" (HJORT 1895, S. 225). „Den Keimblättern sind weder histologische, noch auch organogenetische Prädispositionen eigen" (CHUN 1896, S. 50).

II. Die Amme.

Wir betrachten die ungeschlechtliche Amme nur als Erzeugerin und Trägerin der Geschlechtsgeneration, lassen dabei also nicht nur alle die Vorgänge beiseite (sofern nicht schon gelegentlich von ihnen die Rede war), die sich bei der Umbildung der Larve in die Amme abspielen, sondern auch die Metamorphose, welche die junge Amme durchmacht. Ersteres wurde bereits eingehend von ULIANIN, letzteres besonders von GROBBEN trefflich beschrieben.

Bekanntlich waren die älteren Forscher der Ansicht, daß bei *Doliolum* die Knospung anknüpfe an den „dorsalen Keimstock" des neunmuskeligen *Doliolum*, der „ersten Amme" einerseits, und andererseits an den Bauchstolo des achtmuskeligen, ungeschlechtlichen (Pfleg-)Tiers, der „zweiten Amme". GROBBEN's (1882) großes Verdienst ist es, das „rosettenförmige Organ" als echten Stolo prolifer erkannt zu haben. Er stößt Knospen ab (S. 36), „welche sich jedoch nicht weiter entwickeln, sondern abortiv sind". Obschon dieser Forscher die gleiche innere Zusammensetzung der Knospen, die auf dem „dorsalen Keimstock" der Amme sich entwickeln, mit

den „abortiven“ feststellte, erkannte er doch auf Grund seines weniger geeigneten Materials die Identität beider Knospenarten nicht. Dies war ULIANIN (1884) vorbehalten. Er wies nach, daß alle Knospen, auch die an dem „ventralen Keimstock“ der Mediansprossen (Pflegtiere), Abkömmlinge des ventralen Stolo prolifer, des rosettenförmigen Organs der Amme, sind, und zog daraus die Konsequenzen für die Auffassung der bei *Doliolum* vorliegenden Generationsfolge, die sich eben als ein normaler Generationswechsel darstellt, bei dem die Geschlechtsgeneration polymorph geworden ist. Ich hebe schon hier mit besonderer Genugthuung hervor, daß ich dieses wichtigste Ergebnis des verdienten Forschers in den folgenden Darlegungen bestätigen konnte.

Der Stolo prolifer.

Wir hatten ihn in der jungen Amme verlassen, als er bereits die Epidermis vor sich hergeschoben, den Mantel durchbrochen und die ersten Knospen zur Abschnürung gebracht hatte. Dabei ergab sich die Thatsache, daß in seinem oberen Teile die verschmolzenen hinteren Kloakallappen (*cls'* Taf. XV, Fig. 11) noch mit der Außenwelt in Verbindung stehen, im ventralen Abschnitt dagegen vollständig in das Centrum verlagert erscheinen (Taf. XV, Fig. 12). Dieses Verhalten der dorsalen Partie bleibt nun auch bei weiterer Entwickelung bestehen. Wir erkennen auf einem Querschnitt durch den oberen Teil eines völlig ausgebildeten Stolos von einer jener großen Ammen von *D. Gegenbauri*, daß die verschmolzenen hinteren Kloakallappen (*cls'*) noch an der peripheren Begrenzung teilnehmen. Im übrigen zeigt ein Stolo einer entwickelten Amme im allgemeinen das gleiche Bild der Zusammensetzung durch seine ganze Länge, d. h. wir treffen auf Querschnitten aus jeder Höhe (Taf. XVI, Fig. 2) dorsal (hinten) die vom Mesodermhaufen abstammende Zellenmasse (*mss*), ventral (vorn) die vom Pericard aus entstandene (*hzs*). Rechts und links liegen nach der dorsalen Seite zu die primären kloakalen (*cls*), nach der ventralen die pharyngealen Lappen (*phs*). Von all diesen Strängen umfaßt, nehmen die zu einer Gruppe vereinigten hinteren Kloakalstränge (*cls'*) das Centrum ein. Von Konturverschiedenheiten, die sich auf Querschnitten aus verschiedener Höhe allerdings ergeben, müssen wir dabei natürlich absehen. Sie werden einesteils dadurch bedingt, daß die Stränge ihre Lage zu einander innerhalb der Grenzen ändern, die durch jene festen allgemeinen Lagebeziehungen gegeben sind, anderenteils durch die wechselnde Dicke des Stolos in verschiedener Höhe (Taf. XVI, Fig. 1). Er hat sich ja ventral (distal) stark ausgezogen und verjüngt. Dorsal (proximal) dagegen ist nach völliger Abtrennung der betreffenden Stränge von ihrem Mutterboden eine Abrundung und Verdickung eingetreten. Er ist birnförmig geworden, und sein ventrales Ende ragt zapfenförmig in die becherförmige Einstülpung der Haut hinein. Dabei hat sich seine Längsachse noch schräger, etwa unter 45^0, zu der des Ammenkörpers gestellt.

Mit diesen allgemeinen Gestaltsänderungen, welche das Organ als Ganzes betreffen, gehen solche der einzelnen Stränge natürlich Hand in Hand. Zunächst läßt sich im Vergleich mit dem früheren Verhalten eine enorme Vergrößerung der dorsalen Masse (*mss*) konstatieren, umgekehrt eine relative Verkleinerung aller übrigen, besonders aber der pharyngealen Stränge (*phs*). Vergl. Taf. XV, Fig. 9, und Taf. XVI, Fig. 3.

Was im einzelnen die Lage- und Größenveränderungen im völlig ausgebildeten Stolo anlangt, so zeigen die Querschnitte (Taf. XVI, Fig. 2, 3), welche dem einer großen Amme von *D. Gegenbauri* entnommen sind, daß die dorsale Nervenmasse (*mss*) bei weitem die mächtigste Ausbildung erfahren hat. Sie tritt besonders dominierend im oberen Abschnitt hervor (Textfig. 6). Die centrale Zellmasse (*cls'*) und ebenso die pharyngealen Lappen (*phs*) sind hier als flache, breite Schalen entwickelt, an deren äußeren und inneren Rändern die Kloakalstränge, bezw. der Herzstrang (*hzs*), als dünne Wülste hinlaufen. Im ventralen Abschnitt (Taf. XVI, Fig. 4) bleibt die imponierende Entfaltung des Nervenstranges (*mss*) bestehen, in der Ausbildung der übrigen Gruppen aber prägt sich mehr und mehr Ebenmäßigkeit aus. Zudem erweisen sich hier die Stränge umhüllt von dem Hautepithel (*ekt*), das, wie erwähnt, zu einer tiefen Duplikatur eingefaltet, den vorderen Teil der Anlage umgiebt (Taf. XVI, Fig. 1). Im mittleren Abschnitt des Stolos dieser großen Ammen von *D. Gegenbauri* sind die ventralen Stränge durch eine homogene Substanz voneinander getrennt (Taf. XVI, Fig. 3). Sie dient vielleicht bei der mächtigen Entfaltung des Organs als stützende Masse. Ich konnte sie in Stolonen anderer, kleinerer Ammen nicht nachweisen.

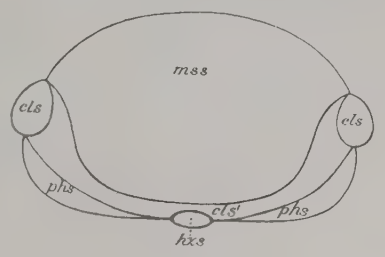


Fig. 6.

Die Abschnürung von Teilstücken am Stolo prolifer.

Wenn wir nun dem Abschnürungsprozeß an dem verlängerten Stolo näher treten, so seien zunächst die Beobachtungen früherer Autoren über diesen Gegenstand erwähnt. Keferstein und Ehlers (1861, S. 59) sahen den Stolo „bisweilen in beträchtlicher Länge und zu einem dünnen, geschlängelten Körper ausgezogen". Grobben (1882, S. 36) verdanken wir zuerst den Nachweis, daß das „rosettenförmige Organ" Knospen zur Abschnürung bringt, und zwar fand er bei *D. denticulatum* „bis 4 solcher Knospen an einem Stolo". Viel genauer geht auch Ulianin (1884, S. 82 ff.) auf den Modus des Abschnürens nicht ein. Er schreibt: „Durch eine Anzahl ringförmiger Querfurchen (bei *D. Mülleri* meistenteils 4, in einigen Fällen auch 5) ist der Stolo in eine gewisse Zahl von verlängerten Stücken geteilt, die einstweilen noch miteinander im Zusammenhang stehen". Er bezeichnet die Teilstücke als „Urknospen". Eine ausführlichere Darstellung liegt von Barrois (1885) vor. Er untersuchte diese Verhältnisse an den großen Villefrancher Ammen von *D. Gegenbauri* (fälschlich auch von ihm als *D. denticulatum* bezeichnet). Wegen der Aehnlichkeit, welche die Beschaffenheit des Urknospenstreifens auf den *Anchinia*-Kolonien mit dem Stolo prolifer von *Doliolum* aufweist, teilt er letzteren (inkl. der Teilstücke desselben, welche sich bereits auf die Wanderung begeben haben), in 3 Teile. Er unterscheidet (S. 209 ff.) „une portion complètement indivise, une portion annelée et une portion fragmentée". Dieser Dreiteilung kann man folgen, wenn man eben auch die bereits abgeschnürten wandernden Knospen noch als Stolo bezeichnen will. Vorausgreifend sei bemerkt, daß sowohl der verlängerte ungeteilte, als auch der eingeschnürte Teil des Stolos in beständiger Bewegung sich befinden und darum keineswegs immer geradegestreckt (Textfig. 7, S. 140), sondern am lebenden Tier oft in den mannigfachsten Schleifen und Windungen verlaufen. Ihre Länge wechselt daher

bei den verschiedenen Tieren innerhalb enger Grenzen. Ich zählte am Stolo der großen Ammen von *D. Gegenbauri* von der Stelle des ersten deutlichen Auftretens einer Segmentierung bis dorthin, wo die ersten Knospen sich vollständig ablösen, 20—25 zusammenhängende Teilstücke. Natürlich nimmt die Gliederung, bezw. die Tiefe der Einschnürung, mit der Entfernung vom Stolokörper zu, umgekehrt die Innigkeit des Zusammenhanges der Teilstücke in dieser Richtung ab. Bei genauer Betrachtung mit stärkerer Vergrößerung zeigt sich nun, daß eine einschichtige Lage ziemlich flacher Ektodermzellen (*ekt*) sowohl den Stolokörper, als auch die Zellstränge des verlängerten ungegliederten Abschnittes umkleidet (Taf. XVI, Fig. 9). Da die Zellen dieser ektodermalen Schicht allenthalben gleich hoch sind, verlaufen die inneren und äußeren Konturen der letzteren streng parallel zu einander. An den Stellen nun, wo an der äußeren Begrenzung in regelmäßigen Abständen die ersten sanften Einschnürungen auftreten (Taf. XVI, Fig. 10), erscheinen die Ektodermzellen höher; sie springen in stärker nach innen vorgewölbter Kontur vor, um die inneren Stränge an diesen Stellen zu komprimieren. Wir erhalten jetzt (Taf. XVI, Fig. 10 u. 11) zwei in gleichem Sinne verlaufende Wellenlinien als Begrenzung des Ektoderms, von denen aber die Amplituden der inneren größer sind als die der äußeren. Mit der Entfernung vom Stolokörper nimmt sowohl die Höhe der betreffenden Ektodermzellen, als auch die Tiefe der äußeren Einschnürung zu (Taf. XVI, Fig. 11). Dadurch verstärken sich die Druckwirkungen auf die inneren Zellgruppen. Schließlich sehen wir das Innere des schnurförmig verlängerten Stolos an den gefurchten Stellen völlig geschwunden. Jetzt erfolgt die Trennung der ektodermalen Epithelzellen in der Querachse und der Zusammenschluß an den Polen der länglichen Teilstücke (Taf. XVI, Fig. 12). Es sind die ersten „Urknospen" zur Abschnürung gelangt.

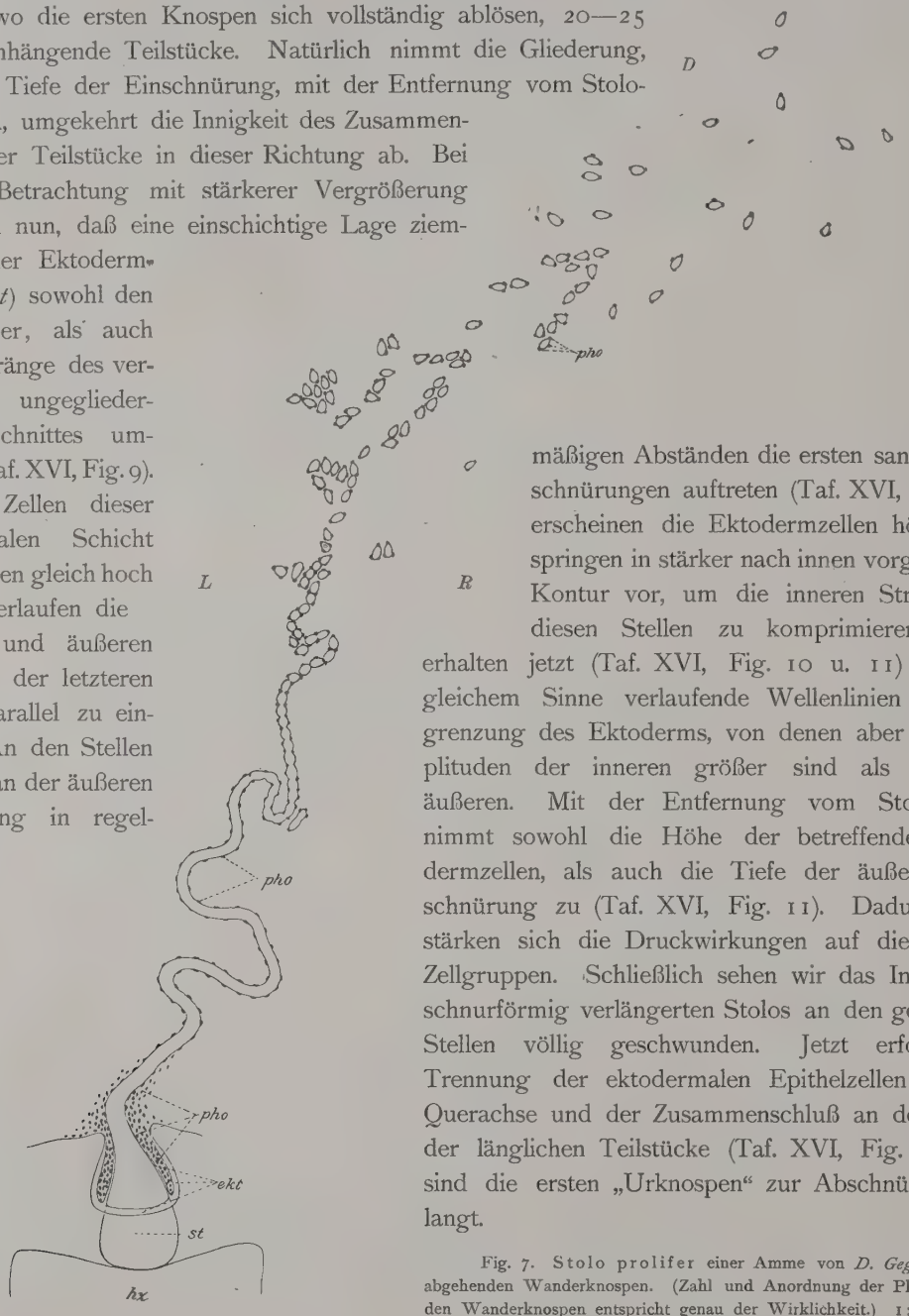


Fig. 7. Stolo prolifer einer Amme von *D. Gegenbauri* mit abgehenden Wanderknospen. (Zahl und Anordnung der Phorocyten an den Wanderknospen entspricht genau der Wirklichkeit.) 1:40.

Der Transportmechanismus der Teilstücke.

Die ersten Mitteilungen über das Wandern der „Urknospen“ besitzen wir von Ulianin (1884, S. 83). Nach seinen Beobachtungen sind die Elemente, mittels deren es sich vollzieht, „echte Pseudopodien, die von den Zellen der Epidermis, die den Stolo überkleidet, ausgeschickt werden“. Durch solche „feine Ausläufer“ soll auch die Spitze des Stolos auf der Mantelfläche angeheftet sein. Somit ist es nach Ulianin die Knospe selbst, welche aktiv, durch Ausbildung von Pseudopodien, sich fortbewegt, ein Befund, der, wie sich zeigen wird, nicht den Thatsachen entspricht. Zu derselben Zeit wurden zuerst durch Korotneff (1883, 1884) ähnliche Wanderungsvorgänge einzelner Zellen und ganzer Zellkomplexe auch auf den *Anchinia*-Kolonien beschrieben. Barrois (1885) berichtigte und ergänzte diese Schilderung durch die ebenfalls bei *Anchinia* gemachte wichtige Entdeckung, daß die Knospen vermittels amöboider Zellen passiv bewegt werden, die, eigens zu diesem Zwecke gebildet, in keinerlei Zusammenhange mit den bewegten Urknospen stehen. Darin sprach sich ein prinzipieller Unterschied zur Knospenbewegung bei *Doliolum* aus, wie sie Ulianin beobachtet hatte. Es war wiederum Barrois, der gleichzeitig auch den Stolo von *Doliolum* daraufhin untersuchte und seine Resultate darüber (p. 210) so zusammenfaßt: „Je n'ai pas observé de prolongements amöboides de l'exoderme, et je pense pour ma part que le transport de chaque bourgeon primitif se trouve effectué par la paire de grosses cellules amöboides qui se trouve accolée à sa surface.“ Diese wichtigen Befunde wurden auch von Korotneff (1891) für *Dolchinia* bestätigt. Er legt den amöboiden Trägerzellen den Namen „Phorocyten“ bei. Wenn Barrois (1885, p. 210) schreibt: „Ces rangées de grosses cellules sont très faciles à voir, et si elles n'ont pas été signalées jusqu'à ce jour, c'est que très peu d'observateurs ont eu l'occasion d'étudier les grandes nourrices de *Doliolium*, qu'on ne rencontre guère en certain nombre qu'à Villefranche“, so muß ich ihm vollkommen beistimmen. Doch nicht nur an diesen Prachtexemplaren von Ammen, sondern auch an jeder anderen, auf deren Körper Urknospen sich bewegen, läßt sich diese Thatsache leicht auf ihre Richtigkeit hin prüfen.

Der Ursprung der Phorocyten.

Wie eben erwähnt wurde, finden sich amöboide Zellen in gleicher Weise auch auf den *Anchinia*- und *Dolchinia*-Kolonien. Barrois (1885) ist geneigt, sie bei *Anchinia* für umgebildete Tunicazellen anzusehen, da er alle Uebergänge zwischen letzteren und den Trägerzellen nachweisen konnte. Er stellt jedenfalls bestimmt fest, daß sie weder etwas gemeinsam haben mit den „corpuscules“ von Kortneff (mehrzellige Bildungen, wahrscheinlich Wanderknospen), noch mit den vermeintlichen „pseudo-oeufs“ (welche Korotneff [1884] auf den *Anchinia*-Kolonien beobachtet hatte), noch auch mit den „bourgeons primitifs“ im Sinne von Grobben und Ulianin. Sie sind ferner auch nicht identisch mit Blutkörperchen.

Korotneff (1891) ist geneigt, die amöboiden Zellen, welche auf den *Dolchinia*-Kolonien den Transport der Knospen besorgen, von großen, sehr lebhaft amöboid beweglichen Zellen abzuleiten, welche er im Inneren des „Kolonialtubus“ fand. Neuerdings ist es Korotneff (1904) auch gewesen, welcher ihre Abstammung bei *Doliolum* untersuchte und zu dem Schluß

kam, daß sie von dem Epithel jener „aus einer ektodermalen Doppelwandung bestehenden Scheide" abstammen, in welche der Stolo hineinragt (Taf. XVI, Fig. 1 und 4)[1]).

Betrachtet man den Stolo einer der großen Ammen von *D. Gegenbauri* im Leben unter dem Mikroskop, so läßt sich leicht konstatieren, daß aus diesem tiefen Graben, welchen die Epidermisduplikatur um seinen verjüngten Abschnitt bildet (Textfig. 7 *ekt*, S. 140), große Zellen in hellen Haufen hervorbrechen (*pho*), um sich auf den verlängerten ungeteilten Stoloabschnitt zu hinzubewegen.

Einzelne gelangen auf Umwegen in größeren oder kleineren Bogen dahin, sie greifen weiter distal an, die meisten gehen direkt. Dicht nebeneinander, oft auch übereinander geordnet, greifen sie zu beiden Seiten der Stoloschnur an, kriechen unter sie oder sitzen wohl auch vorübergehend auf ihr. Dabei läßt sich schön das Spiel der langen, sternförmig fein verästelten Pseudopodien beobachten. Immer von neuem strahlen sie unaufhörlich von dem außerordentlich plastischen Zellleibe aus, um wieder in ihn zurückgezogen zu werden. Gerade durch die feine Ramifikation der Pseudopodien sind diese Trägerzellen hinreichend charakterisiert (Taf. XVI, Fig. 9—14) und deutlich unterschieden von den wandernden Blutkörperchen, welche dicht unter der Epidermis längs der Bauchseite mit dem Blutstrome sich bewegen. Ihre Pseudopodien zeigen nie sternförmige Verästelung, sondern erweisen sich immer als lappige, runde Fortsätze. Diesen eben erwähnten Charakter der Phorocytenpseudopodien lassen auch die Zeichnungen von ULIANIN (1884, Taf. IX) erkennen, nur läßt er sie eben fälschlich aus dem Knospenektoderm selbst hervorstrahlen. Schnitte durch den Stolo bestätigen die von KOROTNEFF behauptete und durch die Beobachtung des lebenden Tieres gestützte Thatsache (Taf. XVI, Fig. 1). Wir sehen, wie die einzelnen Zellen der eingefalteten Epidermis, deren Kerne eine merkliche Vergrößerung und Plasmaverdichtung erfahren haben, aus dem Verbande heraustreten, ihren Zellleib erweitern und unregelmäßige Formen annehmen. Der äußerst lebhaften Knospenabschnürung bei den großen Ammen entspricht der Reichtum von Phorocyten. Wir finden den tiefen Graben zwischen der Ektodermduplikatur mit ihnen stets vollständig erfüllt. Bei kleinen Ammenformen mit relativ geringer Produktionsfähigkeit sind sie nur spärlich anzutreffen. Ihre Differenzierung beginnt mit dem Durchbruch des Stolos durch den Mantel, wodurch ihnen ja erst ein Vordringen nach außen ermöglicht wird.

Die Anordnung der Phorocyten.

Soviel ich beobachten konnte, sind die amöboiden Zellen wie beim Ausschwärmen, so auch bei ihrem ersten Angreifen an dem schnurförmig verlängerten Stolo völlig ungeordnet. Ihre Arbeit läßt sich leicht verfolgen. Die Stoloverlängerung führt langsame Oscillationen bei stetiger Vorwärtsbewegung aus. Einer trägen Schlange gleich, gleitet sie über die Manteloberfläche hin, nicht selten in wunderliche Krümmungen und Schleifen sich legend (Textfig. 7, S. 140). Die

1) Ob er jene vorgetragene Abstammung der Phorocyten bei *Dolchinia* noch aufrecht erhält, wird nicht angegeben; jedenfalls wäre es auffällig, wenn diese Zellelemente, die bei *Anchinia*, *Dolchinia* und *Doliolum* dieselbe Arbeit verrichten, die eine scheinbar eigens zu diesem Zwecke geschaffene „Kaste" darstellen, so verschiedener Abstammung sein sollten. Wenn es jemals glücken sollte, der hypothetischen *Anchinia*- und *Dolchinia*-Ammen habhaft zu werden, dürften wir vielleicht auch einer Klärung dieser Frage gewärtig sein.

seltsamsten Windungen sah ich regelmäßig dann, wenn die Lebensfähigkeit der gefangenen Amme abnahm. Dann wurden von diesem Kräfteschwund wohl zuerst die einzelligen Phorocyten in Mitleidenschaft gezogen, während in dem kompakten Stolokörper energische Zellteilung noch anhielt, so daß also aus rein mechanischen Gründen, infolge Stauungen, jene merkwürdigen Schlangenfiguren resultierten.

Auf die Thätigkeit der Phorocyten ist es ferner allein zurückzuführen, wenn die Stoloverlängerung Drillungen um ihre Längsachse erfährt. Wie sich ergab, erscheint im ausgebildeten Stolo der dorsale (hintere) Nervenstrang auch der Dorsalseite des Muttertieres zugewendet. Wir dürften diesen also, wenn wir bei Beobachtung der Stoloverlängerung auf die Ventralseite der Amme blicken, hier niemals gewahren, da er durch die ventralen Stränge verdeckt sein müßte. Allein die schnurförmige Verlängerung des Stolos wird nicht immer so hinausgeschoben, wie es der Lage der Stränge im Stolokörper entsprechen würde. Wir beobachten vielmehr den dorsalen Nervenstrang, an den großen Zellen immer leicht kenntlich, bald mehr rechts, bald mehr links, bald auch ventral uns zugekehrt, so daß dann eine Drillung um 180^0 stattgefunden haben muß, die wohl nur auf Rechnung der Phorocyten zu setzen ist.

Weiter hinaus nun sammeln sich die Phorocyten in zwei einfachen Längsreihen zu beiden Seiten der Schnur, zuerst wieder dicht aneinander gedrängt, später in ziemlich regelmäßigen Abständen voneinander (Taf. XVI, Fig. 9). Die Angabe von Barrois (1885), daß sie schließlich an dem eingeschnürten Abschnitt paarweise in den Einschnürungen liegen, kann ich bestätigen (Taf. XVI, Fig. 10). Jedoch besitzt in den meisten Fällen außerdem jedes Teilstück, welches einer späteren Wanderknospe entspricht, ein Paar von Phorocyten an den Seiten, wobei beide sich gegenüberstehende Zellen meist nicht an streng symmetrischen Punkten angeordnet sind. Endlich sind auch die Teilstücke nicht selten, wo anstatt dieses zweiten Paares nur eine Zelle entweder rechts oder links an nicht konstantem Orte gelegen ist. Ganz konstant ist übrigens auch nicht die paarige Anordnung in den Einschnürungen. Ich kann für die von mir untersuchten zahlreichen Fälle die Beobachtung Korotneff's (1904) somit nicht bestätigen, „daß jedes Paar einer später entstehenden Knospe entspricht". Und wenn Barrois (1885) ebenso von den abgeschnürten Knospen behauptet, daß jede ein Paar Phorocyten besäße, so zeigt eine genaue Prüfung, daß diese Angaben den thatsächlichen Verhältnissen widersprechen (vergl. Taf. XVI, Fig. 11—14).

Wie schon aus der Anordnung an dem eingeschnürten Stoloabschnitt zu entnehmen ist, kann die Zahl der Phorocyten, welche eine abgeschnürte „Urknospe" transportieren, nur in seltenen Fällen 2 sein, sie muß im allgemeinen größer sein. Zwei Träger können wir ja nur dann antreffen, wenn eben an 2 hintereinander gelegenen Knospen nur je ein Paar in den Einschnürungen sich befand, die Seiten aber entblößt waren, woraus folgen müßte, daß nachher entweder 2 am Kopfe oder je eine an den beiden Polen marschierte. Es zeigt sich vielmehr, daß die meisten der losgetrennten Knospen entsprechend dem Verhalten am eingeschnürten Stolo 3—4 Träger erhalten, seltener nur 1 oder 2, oder auch mehr als 4 (Taf. XVI, Fig. 12, 13). Damit stimmt dann auch die Beobachtung Ulianin's überein (1884, S. 83), der nicht nur an den Polen, sondern auch an den Seiten der Urknospen Pseudopodien erblickte.

Verbleibt nun einer „Urknospe" bei der Lostrennung nur eine Phorocyte, so sehen wir sie regelmäßig am distalen Pole ziehen (Textfig. 8a, S. 144). Ist sie mit zwei Trägerzellen ausgestattet,

dann nehmen diese stets beide Pole ein (Textfig. 8b). Auf diese beiden konstantesten aller Lagebeziehungen der Phorocyton deuten wohl auch ULIANIN's Angaben hin, daß der größte Teil der Pseudopodien am freien Ende der Teilstücke liegt und daß die Pseudopodien viel häufiger an den Enden der „Urknospe", als an ihren Seiten auftreten. Allerdings kann ich für *D. Gegenbauri* nicht bestätigen, was ebenso aus dieser Angabe hervorzugehen scheint, daß nämlich weit öfter Knospen nur mit Phorocyten an den Polen ausgestattet seien, als an diesen Punkten und an den Seiten zugleich. Ich habe an den Wanderknospen auf den Ammen von *D. denticulatum* auch meist mehr als 2 Phorocyten beobachtet, allein die Zahl der wandernden „Urknospen" ist zu gering, um Allgemeines über die Anordnung der Trägerzellen mit Sicherheit mitteilen zu können. Wird die „Urknospe" nun von drei Zellen fortbewegt, so bleiben zwei von ihnen gewöhnlich an den Polen, der Ort der dritten dagegen wechselt (Textfig. 8c). Sie steht entweder seitlich oder greift ebenfalls mit am hinteren Pole an. Bei vier und fünf Phorocyten an einem Teilstück wiederholen sich im allgemeinen die Stellungen, die sich bei drei Zellen zeigen (Textfig. 8d, e). Es bewegt sich immer eine am distalen Pole, sie fehlt dort wohl nie, 2 oder 3 greifen am entgegengesetzten Ende an, eine bezw. 2 an den Seiten.

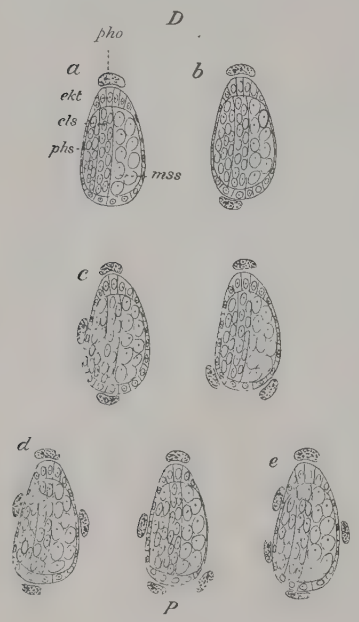


Fig. 8. Wanderknospen mit verschiedener Zahl und Stellung der Phorocyten. 1 : 250.

In diesen gegenseitigen Lagebeziehungen verbleiben die Phorocyten im allgemeinen während der Wanderung. Eine Stellungsänderung tritt nur ein, wenn eine „Urknospe" schon während der Wanderung auf dem Ammenkörper sich teilt. Es wollte mir lange Zeit nicht gelingen, am lebenden Tiere diese Thatsache sicher nachzuweisen, obschon es mir einige Male bei scharfer Fixierung einer kleinen Gruppe von wandernden Teilstücken schien, als ob unversehens die Zahl um eins sich vermehrt hätte; jedoch waren Täuschungen bei den beständigen Bewegungen der Amme und wegen der Dichte und lebhaften Bewegung der Knospen selbst nicht ausgeschlossen. Die Untersuchungen des konservierten Materials aber bestätigten diese Beobachtung. Unter den Wanderknospen, welche den Ammenkörper von dem Orte ihrer Abschnürung an bis zur Basis des Rückenfortsatzes bedecken, lassen sich immer einige nachweisen, welche in Teilung begriffen sind (Taf. XVI, Fig. 14). Sie beruht auf derselben Durchschnürung, senkrecht zur Längsachse, wie sie für die Ablösung der Teilstücke vom verlängerten Stolo angegeben wurde, und führt zur Bildung zweier völlig gleichwertiger Teilprodukte. Dabei läßt sich nun die Wahrnehmung machen, daß auch die meisten der Phorocyten an einer solchen Knospe ebenfalls rechtzeitig eine Zerschnürung ihrerseits einleiten, so daß die Zahl derselben nach der Durchschnürung an den beiden Teilstücken annähernd dieselbe bleibt. Die Teilung der Phorocyten geschieht höchst wahrscheinlich amitotisch, wie ich weiter unten eingehender zu zeigen versuchen will, und scheint zeitlich um ein Minimum der Knospenteilung vorauszueilen. Denn eine verlängerte, eben erst merklich eingeschnürte „Urknospe" repräsentiert sich gewöhnlich schon etwa mit einer doppelten Anzahl der ursprünglichen Zellen.

Die wandernden Teilstücke.

Die Loslösung der Teilstücke von dem eingeschnürten Teile der Stoloverlängerung geschieht entweder einzeln oder auch in kleinen Trupps (Textfig. 7, S. 140); denn nicht selten ist die Durchschnürung zwischen zwei weiter zurückliegenden Teilstücken eher vollzogen als zwischen den letzten beiden, worauf dann eben eine Kolonne von wenig Knospen geschlossen abmarschiert, um sich sekundär nach kurzer Wanderung zu trennen. Fassen wir ein solches losgelöstes Teilstück selbst näher ins Auge, so zeigt sich, daß es nicht einen an beiden Polen gleichmäßig abgerundeten cylindrischen Körper darstellt, wie man erwarten sollte, sondern eine Asymmetrie sowohl zwischen vorn und hinten, als auch zwischen oben und unten aufweist. Erstere insofern, als stets der distale Pol, welcher während der ganzen Dauer der Wanderung der vorauseilende bleibt, stärker zugespitzt erscheint als der entgegengesetzte (Taf. XVI, Fig. 13). Nicht allein, daß die hohen Ektodermzellen am distalen Ende höher zu sein scheinen als am proximalen, sondern es wölbt sich auch das Knospeninnere dort stärker vor als hier. Vielleicht dürfen wir darin das erste äußere Anzeichen dafür erblicken, daß eben beide Pole schon nicht mehr gleichwertig, sondern bestimmt zu einem Vorn und Hinten definiert sind, eine Vermutung, welcher besonders auch die Art und Weise der Abschnürung einige Berechtigung verleihen dürfte, welche sich an den Knospen verwirklicht findet, die auf den Ventralauswuchs eines Pflegtiers gelangt sind. Ich werde darauf zurückzukommen haben. Eine Asymmetrie zwischen dorsal und ventral, die ja schon in der Anordnung der längsverlaufenden Stränge ihren Ausdruck findet, macht sich auch äußerlich in der Ausbildung der stärker gekrümmten Rücken- und abgeplatteten Bauchfläche bemerkbar. Die Orientierung der wandernden Knospen zur Unterfläche ist, wie schon bemerkt, nicht konstant. Blieben sie so orientiert, wie es ihrer Genese aus dem bestimmt gerichteten Stolo entspräche, so würde ihre natürliche Dorsalseite, markiert durch den Nervenstrang, bei der Wanderung die Bauchfläche abgeben, da ja im Stolokörper der Nervenstrang auch der Dorsalseite der Amme zugekehrt ist. Allein wir treffen Wanderknospen in allen möglichen Lagen zur Unterfläche. Der Nervenstrang erscheint bald mehr rechts, bald mehr links, zuweilen auch wiederum ventral dem Beschauer zugekehrt, so daß also in dem Falle eine Drehung des Teilstückes in seiner Längsachse um 180^0 stattgefunden hat.

Bei genauer Verfolgung des Weges, den die einzelne Wanderknospe einschlägt, erkennt man bald, daß er keineswegs eine gerade Linie darstellt (Textfig. 7). Unter den mannigfachsten Exkursionen nach rechts oder links, gelegentlich wohl sogar nach rückwärts, wird doch die allgemeine Vorwärtsbewegung in der Richtung nach dem hinteren Körperende der Amme festgehalten. Das Ziel der Wanderung ist bekanntlich der Rückenfortsatz der letzteren, so daß sich die Vorwärtsbewegung gleichzeitig unter teilweiser Aufwärtsbewegung vollzieht. Schon Barrois (1885, Taf. VIII, Fig. 6) war die höchst eigentümliche Thatsache bekannt, daß die letztere nicht an den beiden, sondern immer nur an der rechten Flanke der Amme (von *D. Gegenbauri*) vor sich geht. Ich kann diese Thatsache bestätigen, nicht nur für *D. Gegenbauri*, sondern auch für die Ammen von *D. denticulatum*. Ulianin (1884) thut dieses Verhaltens nicht Erwähnung. Er bildet dagegen (Taf. IX, Fig. 6) eine alte Amme von *D. Mülleri* ab, auf deren linker Körperseite „Urknospen“ in Wanderung begriffen sind. Ich habe an den großen Ammen von *D. Gegenbauri* nicht eine einzige der zahlreichen Wanderknospen — ich zählte an einem völlig unverletzten

konservierten Exemplare nur an der Bauchseite und der rechten Flanke 218 solcher — auf der linken Körperseite aufgefunden.

Wenn während der Wanderung auf dem Ammenkörper dank der im allgemeinen gleichschnellen Vorwärtsbewegung aller Knospen die Verteilung derselben eine gleichmäßige ist, so läßt sich regelmäßig eine Anhäufung von Wanderknospen kurz vor dem Einrücken zwischen die bereits fixierten ersten Knospenreihen konstatieren (Taf. XVIII, Fig. 7). In der Knickung, die jede Amme an der Basis ihres Auswuchses aufweist, sammeln sich, dicht gedrängt, zahlreiche (bis 50) Knospen an, ordnen sich gelegentlich auch zu Reihen, um in diesem Graben vorzugehen und von rechts her auf den Rückenauswuchs einzumarschieren. Ich vermute, daß diese Häufungen veranlaßt sind durch Stauungen, die sich aus dem Nachdringen der neu ankommenden Knospen und den Hindernissen ergeben, welche die dicht fixierten Knospen für die zwischen sie eindringenden abgeben.

Die Vermehrung der wandernden Teilstücke.

Angaben über die Anordnung der Knospen auf dem Dorsalauswuchs verdanken wir GEGENBAUR (1856), GROBBEN (1882) und ULIANIN (1884). Es wird nötig sein, die Befunde der beiden letztgenannten Forscher in ihren Hauptzügen vorauszuschicken.

GROBBEN betrachtet bekanntlich den Rückenfortsatz der Amme als „dorsalen Keimstock", von dem die auf ihm sitzenden Knospen produziert seien, und zwar leitet er alle, laterale wie mediane Sprossen, von einer ersten wurstförmig gestalteten „Urknospe" ab. Aus ihr gehen die Lateralsprossen direkt als Knospen hervor, welche sich abwechselnd rechts und links von jener abschnüren, die Mediansprossen aber dadurch, daß von dieser ersten Urknospe aus neue Urknospen entstehen, welche ihrerseits die mediane Sprossenreihe erzeugen. Schon ULIANIN (1884) hat sowohl das Vorhandensein einer Urknospe, von der alle übrigen Knospen abstammen, als auch den bezeichneten Abschnürungsmodus, welcher zur Bildung der Lateralsprossen führt, als dem wirklichen Sachverhalte nicht entsprechend bezeichnet. Ich muß ULIANIN beistimmen, wenn er von mehreren Urknospen spricht, die alle Produkte des ventralen Stolo prolifer sind und Material für die Sprossen abgeben. Seiner Schilderung des Teilungsmodus der Urknospen, den er für die erste und alle ihr folgenden angiebt, muß ich indessen widersprechen. Nach ULIANIN (1884, S. 85) „entsteht nämlich näher dem einen Ende der Urknospe eine querverlaufende Ringfurche, durch die die Urknospe in zwei mehr oder weniger ungleiche Teile halbiert wird. Eine solche Teilung der Urknospe wiederholt sich, bis sie in eine Anzahl kleiner, kugelrunder Knospen zerfällt." Es soll also, wie ULIANIN (S. 91) selbst hervorhebt, die Teilung der Urknospen, welche sich auf dem Dorsalauswuchs der Amme befinden, genau nach demselben Modus erfolgen, wie er für die Urknospen gilt, die auf den Ventralauswuchs des Pflegtieres gelangt sind. Es wird weiter unten eingehender geschildert werden, daß hier die quer zur Längsachse des bauchständigen Fortsatzes gestellte, wurstförmige Urknospe stets nur an dem einen Pole oft eine beträchtliche Anzahl Knospen successiv abschnürt, ohne sich schließlich aufzuteilen (Taf. XVIII, Fig. 3). Der abschnürende, fixierte Teil ist um das 6—8-fache größer als ein Teilstück, und er wird jeweils wieder auf die alte Größe gebracht, bevor eine weitere Abschnürung erfolgt. Wir müssen ihn sicher als völlig ungleichwertig dem kleinen Teilprodukte ansehen, welches er ab-

gegeben hat. Ein solcher für die fixierte „Geschlechtsurknospe" des Pflegtieres höchst charakteristischer Modus der Abschnürung findet bei den Knospen, welche noch auf der Amme wandern, sei es auf dem Ammenleibe selbst, sei es auf dem Dorsalauswuchs, keinesfalls statt. Ich habe, um es nochmals zu betonen, weder bei den großen Ammen von *D. Gegenbauri*, noch bei solchen von *D. denticulatum* und *D. Mülleri*, von welchen ich eine sehr große Anzahl untersuchte, unter den vielen Hunderten wandernder Teilstücke des Stolo prolifer niemals solche gesehen, welche jene „polare Abschnürung", wie ich sie nennen möchte, gezeigt hätten. Fixierte Urknospen von dieser langgestreckten, wurstförmigen Ausbildung, wie GROBBEN sie beobachtet hatte, finden sich auf der Amme nicht vor, auch nicht an der Basis des Rückenfortsatzes.

Die Abbildungen wandernder Urknospen, „von denen einige in Teilung begriffen sind", welche ULIANIN (1884, Taf. IX, Fig. 9—11) giebt, vermögen mich nicht zu überzeugen, daß er den Modus ihrer Teilung richtig erfaßte. Diese Zeichnungen scheinen mir vielmehr eine naturgetreue Wiedergabe der thatsächlichen Verhältnisse darzustellen, die von ULIANIN nur irrtümlich gedeutet wurden. Sie sprechen für eine Teilung, wie ich sie bereits für die noch auf dem Körper wandernden Knospen beschrieb und immer wiederfand bei allen, die sich auf dem Dorsalauswuchs bewegen. So zeigen die wandernden Urknospen (ULIANIN 1884, Taf. IX, Fig. 11) weder die charakteristische wurstförmige Gestalt der „Geschlechtsurknospe" des Pflegtieres (wie sie sehr schön Taf. IX, Fig. 1—3 bei ULIANIN wiedergeben), noch auch eine Querfurche, die „näher dem einen Ende" gelegen wäre, sondern die mittlere Wanderknospe weist deutlich eine beginnende mittlere Einschnürung auf, welche zu einer Zweiteilung in zwei völlig gleichwertige Hälften hinführt. Diese Bilder lassen sich, wie sich noch zeigen wird, an den Wanderknospen auf den Dorsalauswüchsen der Riesenammen von *D. Gegenbauri* nicht nur, sondern auch auf denen jeder anderen Amme zahlreich und leicht beobachten, wie sie ja auch eben unter den wandernden Knospen nicht fehlen, soweit sie noch auf dem Ammenkörper sich bewegen [1]).

So ansprechend auch ein einheitlicher Abschnürungs- bezw. Teilungsmodus für alle Teilstücke des ventralen Stolo prolifer sein würde, findet er sich doch nicht verwirklicht. Es kann aber, wie sich zeigen wird, nicht schwer fallen, für den abweichenden Modus an der „Geschlechtsurknospe" des Pflegtieres ein Verständnis zu gewinnen. Vielleicht lassen sich beide Arten der Vermehrung der Knospen mit der Teilung und Knospung im Tierstamme vergleichen, wenn wir ein Teilstück des Stolo prolifer als selbständiges Individuum betrachten wollen. Teilungen weisen die wandernden Knospen auf, sowohl am Ammenkörper, als auch auf dem Dorsalauswuchs. Hier geht die Individualität des Muttertieres auf in zwei einander gleichwertige und **koordinierte** Tochterindividualitäten. Ein der Knospung ähnlicher Prozeß dürfte in der „polaren Abschnürung" der fixierten „Geschlechtsurknospe" zu erblicken sein. Hier

1) Uebrigens illustriert GROBBEN (1882, Taf. IV, Fig. 24) seine Beschreibung der Urknospe vom Dorsalauswuchs der Amme (S. 41) mit der Abbildung einer Urknospe (der „Geschlechtsurknospe") vom Ventralauswuchs des Pflegtieres. ULIANIN (1884, S. 90, Anm.) glaubt darin, daß GROBBEN dies für angängig hält, einen Beweis für die Aehnlichkeit erblicken zu dürfen, welche zwischen den Urknospen am Körper der Amme und der am Ventralauswuchs des Pflegtieres besteht. Er hat zweifellos damit insofern recht, als thatsächlich auch die Urknospe des Pflegtieres ein Teilstück des ventralen Stolo prolifer ist, wie alle anderen Knospen auch. Allein in dem Verhalten GROBBEN's dürfte vielleicht angedeutet liegen, daß dieser Forscher gerade eine Urknospe vom Pflegtier deshalb abbildete, weil sie ihm hier in typischerer Ausbildung erschien als auf der Amme, und daß also eine Täuschung wohl vorliegt, wenn er auch auf dem Dorsalauswuchs der Amme fixierte, abwechselnd rechts und links polar abschnürende Urknospen beobachtete.

bleibt die Individualität des Muttertieres, nämlich die Geschlechtsurknospe, erhalten, und die Abkömmlinge — von weit geringerer Größe — erscheinen ihr **subordiniert.**

Es sind einander völlig gleichwertige Elemente, welche sowohl die Lateral- und Mediansprossen, als auch die Geschlechtsurknospen aufbauen, d. h. immer wandernde Teilungsstücke des Stolo prolifer als solche, von denen das eine oder andere jedoch bereits eine mittlere Durchschnürung erfahren haben kann, welche dann zu zwei völlig gleichwertigen Teilprodukten hinführt. Weder Lateral- noch Medianknospen, noch auch die Geschlechtsurknospen sind aber, wenn ich so sagen darf, „geknospte" Teile eines polar abschnürenden Teilstückes des ventralen Stolo prolifer.

Es erhellt daraus, daß die wandernden Teilstücke des Stolo prolifer die Bezeichnung „Urknospe" im Sinne von GROBBEN, der die erste wurstförmige Knospe an der Basis des ‚dorsalen Keimstockes" der Amme als „Mutter für die Sprossen des Keimstockes" so bezeichnete, gar nicht verdienen. Nur denjenigen Teilstücken des Stolo prolifer, welche bei ihrer Wanderung auf den Stiel einer Medianknospe geführt wurden, um nach ihrer Fixierung durch „polare Abschnürung" zahlreiche Geschlechtsknospen zu liefern, käme diese Bezeichnung zu, weshalb ich sie im Laufe dieser Darstellung als „Geschlechtsurknospen" bezeichnen werde. Wenn anders ULIANIN die vom Stolo abgelösten länglichen Teilstücke mit dem Namen „Urknospe" bezeichnet, so ist immerhin dabei zu berücksichtigen, daß auch er diesen die Fähigkeit zuspricht, Knospen abzuschnüren. „Urknospen" sind die wandernden Stoloteile jedenfalls in dem Sinne, als jedes, völlig neutral, zu einer der drei Knospenarten werden kann. Ich werde vorziehen, sie schlechthin „Wanderknospen" zu nennen.

Ich vermag nicht zu entscheiden, ob jede Wanderknospe während der Zeit, die zwischen ihrer Loslösung vom Stolo prolifer und ihrer Fixierung liegt, eine oder auch mehrere Zweiteilungen erfährt, oder ob auch völlig ungeteilte Stolostücke zur Fixierung gelangen. Ich glaube, letzteres allerdings nach der relativ geringen Anzahl in Teilung befindlicher annehmen zu dürfen, und halte die ganze Frage für nicht allzuwichtig; denn wir werden den Wanderknospen, die eine Zweiteilung entweder noch auf dem Ammenkörper oder später auf dem Dorsalfortsatz erfahren haben, keine anderen Eigenschaften zuschreiben dürfen als denen, welche ungeteilt geblieben sind, zumal wir Grund zu der Annahme haben, daß dann ein Wachstum der Teilstücke auf die ursprüngliche Größe vorliegt.

Etwas anderes wäre es schon, wenn wir polare Abschnürungen unter den wandernden Urknospen anträfen, wie sie ULIANIN beobachtet zu haben glaubt, oder aber, wenn sich ferner nachweisen ließe, daß geteilte Wanderknospen Sprossen anderer Art erzeugen als ungeteilte. Ich habe zu dieser Annahme jedoch keinen Anhalt in meinen Beobachtungen finden können. ULIANIN schreibt allerdings (S. 88): „Nicht alle Urknospen des auf der Rückenseite des dorsalen Auswuchses der Amme sich findenden Urknospenstreifens schreiten aber zur Bildung der Knospen, aus denen Pflegtiere sich entwickeln. Einige Urknospen bleiben längere Zeit ungeteilt und geben erst viel später Knospen ab, die sich zu Geschlechtstieren ausbilden." Wenn ich diese Worte recht verstehe, so scheint ULIANIN beobachtet zu haben, daß die „Geschlechtsurknospen" Wanderknospen sind, welche während ihrer Wanderung jenen (thatsächlich nicht vorhandenen) Abschnürungsprozeß nicht durchgemacht haben. Eine andere Besprechung derselben Verhältnisse (S. 91) erwähnt davon allerdings nichts. Mir ist es unmöglich gewesen, zu entscheiden, ob in

dem Heer der wandernden Knospen gerade diejenigen eine Teilung niemals vollzogen, welche ihr Weg auf eine Medianknospe führte. Ich halte diese Frage aus bereits angeführten Gründen auch nicht für wesentlich. Der für die Geschlechtsurknospen charakteristische polare Abschnürungsprozeß, der meist zur Produktion einer ganz erheblichen Anzahl von Knospen führt — ich zählte bis 35 — läßt sich daraus nicht erklären. Ihm liegen sicher andere Ursachen und zwar höchst wahrscheinlich günstigere Ernährungsbedingungen zu Grunde.

Die Bildung der lateralen Sprossenreihen.

Nach diesen prinzipiellen Bemerkungen sei es gestattet, im einzelnen zunächst auf die Anordnung der Knospen auf dem Dorsalauswuchs der Amme näher einzugehen. Ich werde mich dabei im wesentlichen an die Verhältnisse halten, wie sie sich bei den Ammen von *D. Gegenbauri* vorfinden, wenn der Rückenauswuchs auf der Höhe seiner Entwickelung steht. Genaue Angaben über die erste Besiedelung des jungen Rückenfortsatzes zu machen, ist mir leider unmöglich, da mir von diesem klassischen Material kein junges, sondern nur ausgewachsene Exemplare zur Verfügung standen. Diese Lücke, welche ich gern ausgefüllt hätte, macht sich um so unangenehmer fühlbar, als gerade die Verhältnisse beim Anlangen der ersten Wanderknospen äußerst wichtig für die Differenzierung und Anordnung der Knospen sein müssen, und ferner die diesbezüglichen Angaben von Grobben und Ulianin zum Teil widersprechend lauten und auch auf weniger geeignetes Beobachtungsmaterial sich beziehen.

In einem stimmen beide Forscher überein, daß nämlich zuerst nur Lateralsprossen entstehen, „und zwar zu einer Zeit, wenn die Amme noch ihren Respirations- und Ernährungsapparat besitzt“ (Grobben 1882, S. 53). Es gilt diese Thatsache bekanntlich als ein wesentliches Moment für die Deutung der Lateralsprossen als Ernährungs- und Respirationstiere. Wenn aber Ulianin berichtet, daß von den zuerst auf dem dorsalen Auswuchs der Amme angelangten Urknospen nur Knospen abgehen (durch Abschnürung näher dem einen Ende der Urknospe), die zu Lateralsprossen werden, so möchte ich die Richtigkeit der Angabe fast ebenso bezweifeln, wie die von Grobben, daß die erste Urknospe abwechselnd rechts und links laterale Knospen abschnüre, weil es nicht zu verstehen wäre, daß die zuerst anwandernden Teilstücke des Stolos sich anders verhalten sollten als die später folgenden, mit anderen Worten, daß jene „polar“ abschnüren, diese aber sich äqual teilen sollten. Ich habe konservierte junge Ammen von *D. Mülleri* untersucht, von welchen die Deutsche Tiefsee-Expedition eine sehr große Anzahl erbeutet hatte, aber auch an ihnen niemals an der Basis des Rückenfortsatzes weder eine wurstförmige Wanderknospe querliegend fixiert gesehen (Grobben), noch auch polare Abschnürungen wandernder Knospen beobachtet (Ulianin), sondern vielmehr stets Verhältnisse angetroffen, wie sie eben Ulianin (1884, Taf. IX, Fig. 9—11) gleichfalls von *D. Mülleri* trefflich wiedergiebt, aber doch wohl irrig interpretiert haben dürfte.

Es wurde schon betont, daß auch die Basis des Dorsalauswuchses der Amme, wenn er auf der Höhe der Entwickelung steht, stets entblößt ist von querliegenden wurstförmigen Wanderknospen, die an dieser Stelle zur Abschnürung schritten (Taf. XVIII, Fig. 7). Wie die Beobachtung des lebenden Tieres zeigt, und das konservierte Material gleichfalls ausweist, treten die ankommenden Wanderknospen

immer nur von rechts her an den Basalteil des Auswuchses heran, um dann zwischen den bereits fixierten rechts gelegenen Lateralsprossen hindurch auf den medianen, mit Knospen dicht besetzten Teil einzuwandern. Es muß auffallen, daß das Vordringen in der Regel etwa zwischen dem 2. bis 4. Gliede der rechten Lateralknospenreihe, niemals aber von dort aus erfolgt, wo die beiden proximalwärts konvergierenden lateralen Reihen median enden. Obgleich die querverlaufende Knickung, in welcher sich die Knospen sammeln, ihnen den Weg dahin weisen würde, schlagen sie diese Richtung doch nicht ein, sondern kriechen aus dem Graben heraus, eben an die Seite der rechts gelegenen Lateralknospen. So kommt es auch, daß wir niemals Wanderknospen vor den zuletzt fixierten Lateralsprossen antreffen, die, etwa eben im Moment des Festsetzens begriffen, bestimmt wären, die lateralen Reihen fortzusetzen. Wie erfolgt aber dann ihre beständige Weiterbildung, die thatsächlich stattfindet, solange die Amme überhaupt lebensfähig ist?

Wenn man mit Knospen besetzte Basalteile der Rückenfortsätze einer Anzahl Ammen von *D. Gegenbauri* oder *D. denticulatum* durchmustert, fallen einem immer wieder die eigentümlichen Größenbeziehungen in die Augen, welche hier zwischen den einzelnen Knospen herrschen (Taf. XVIII, Fig. 7). Die Lateralknospen nehmen, wie zu erwarten ist, mit der Entfernung von der Basis an Größe und Ausbildung kontinuierlich zu. Die ersten derselben sind jedoch bereits auffällig größer als die Wanderknospen, aus denen sie doch hervorgegangen sein müssen. Diese allmähliche Größenzunahme lassen die Knospen nicht erkennen, welche in der Mediane etwa zwischen den ersten 6—8 Gliedern der lateralen Reihen anzutreffen sind. Die ersten dieser median gelegenen Knospen schließen sich in ihrer Größe und Form unmittelbar an die neben ihnen liegenden Lateralknospen an. Distalwärts nehmen die medianen Knospen an Größe successiv ab, bis sie etwa dort, wo die wurstförmigen Wanderknospen seitlich eindringen, diesen gleichen, wenn sie sich auch von ihnen durch ihre abgerundete Form, welche allen Knospen unmittelbar vor ihrer Fixierung zukommt, wesentlich unterscheiden. Von hier an läßt sich von neuem, je weiter distal, um so deutlicher, eine Größenzunahme der medianen Knospen konstatieren, welcher die Ausbildung derselben bis zum fertigen Pflegtier parallel läuft (vergl. auch Textfig. 9, S. 152).

Es wird nicht schwer fallen, jetzt diese eigentümlichen Beziehungen zu verstehen. Der eigentliche Ausgangspunkt sowohl der medianen als auch lateralen Knospenreihen liegt nicht an der Basis des Rückenauswuchses, also nicht bei den am weitesten proximal gelegenen Knospen, sondern erscheint etwas distalwärts, zwischen die ersten Glieder der lateralen Knospenreihen verlegt, dorthin, wo das Einwandern der Knospen erfolgt. Von hier aus wandern Knospen proximal bis an den scheinbaren Ausgangspunkt der lateralen Reihen, um sich hier gesetzmäßig rechts oder links an die zuletzt fixierten anzuschließen und gleichfalls zu Lateralsprossen auszubilden. Die Wanderknospen, welche distal von diesem Sammelplatze gelegen sind, bauen teils die Mediansprossenreihen auf, teils fixieren sie sich auf den Stielen entwickelterer Medianknospen zu Geschlechtsurknospen. Doch davon weiter unten. Es sind somit die Knospen, welche proximal von diesem Abmarschcentrum, dem wahren Ausgangspunkte der Reihen, und zwar median, gelegen sind, nicht als Medianknospen, sondern als Lateralsprossen anzusehen. Ich fand die eben geschilderten Verhältnisse in gleicher Weise bei den Ammen von *D. Gegenbauri* und *D. denticulatum* ausgebildet.

Vielleicht liegen auch den Worten Grobben's (1882, S. 44) ähnliche Beobachtungen zu Grunde: „Es entstehen an der Stolobasis sehr zahlreiche Lateralsprossen, welche, da offenbar der Stolo selbst nicht so rasch in die Länge wächst, nicht auf die Seiten desselben übertreten können und sich in einer medianen, rückwärts verlaufenden Reihe bis zur Urknospe(?) anordnen."

Wenn es sich nun zunächst darum handelt, nach dem Grunde der Anordnung der Lateralsprossen in zwei nach hinten divergierende Reihen zu fragen, so ist zweifellos, daß, wie die Autoren auch allgemein annehmen, Wachstumsverhältnisse des Rückenauswuchses es sind, welche diese charakteristische Anordnung bedingen. Erfährt der Basalteil des noch wenig entwickelten Fortsatzes der jungen Amme bei seiner Ausbildung ein Wachstum nach Länge und Breite, so müssen natürlich die einmal fixierten Knospen in den Diagonalen zweier Bewegungsparallelogramme auseinandergeschoben werden, die wir uns jederseits der dorsalen Mittellinie eingeschrieben denken können.

Allein die streng gesetzmäßige Angliederung der in der Mediane vorgewanderten Knospen (Taf. XVIII, Fig. 7 *lk*), welche zu Lateralsprossen bestimmt sind, an die schon fixierten Knospen derselben Sorte, und ebenso das erste regelmäßige Festsetzen der Knospen überhaupt, kann durch Wachstumserscheinungen nicht erklärt werden, ebensowenig wie jene wundervolle Gesetzmäßigkeit, welche, wie sich zeigen wird, bei genauerem Zusehen aus der Anordnung der Mediansprossen spricht. Wir müssen für alle diese Fälle ein aktives, bestimmt gerichtetes und zweckmäßiges Wandern der Knospen vermittels ihrer Phorocyten annehmen.

Bei den Ammen größerer *Doliolum*-Formen, so bei *D. Gegenbauri* und *D. denticulatum* ist jede der beiden Lateralsprossenreihen zweizeilig. Jede folgende Knospe tritt dicht in den Winkel, welchen die beiden vorhergehenden zwischen sich bilden, woraus eine alternierende, staffelförmige Anordnung der Knospen innerhalb der Reihe resultiert. Bei kleineren Ammenformen sah ich die Reihen meist einzeilig, was sich einerseits aus dem langsameren Tempo der Abschnürung am Ventralstolo und andererseits aus den beschränkten Platzverhältnissen auf dem Rückenfortsatze hinreichend erklären dürfte.

Innerhalb dieser Reihen sind die Lateralsprossen bereits von ihrer Fixierung an so orientiert, daß ihre späteren Dorsalseiten nach außen gerichtet, die ventralen nach innen, der gegenüberliegenden Reihe zugekehrt erscheinen. Ihre Längsachsen stehen dazu (im idealen Falle) senkrecht auf dem Rückenfortsatz; daraus folgt wiederum, daß ihre Medianebenen senkrecht zu der Medianebene des Rückenfortsatzes und des Muttertieres gerichtet sein müssen. Es sei gleich bemerkt, daß auch die Mediansprossen diese Orientierung beherrscht (Textfig. 9, S. 152).

Ganz analoge Verhältnisse finden sich bekanntlich am Salpenstolo wieder, wo nicht nur die gegenüberstehenden Kettenindividuen der beiden Reihen ebenfalls ihre Ventralseiten einander zuwenden, sondern auch ihre Medianebenen senkrecht auf der Medianebene des Stolos stehen. Während diese endgiltige Anordnung am Salpenstolo das Ergebnis einer seitlichen Verschiebung der Teilstücke des Stolos, verbunden mit einer 90° betragenden Rotation jeder Knospe um ihre Längsachse darstellt, erfolgt die Orientierung der *Doliolum*-Knospen dagegen noch vor ihrer Fixierung, während der letzten Phasen der Wanderung, also im Zustande freier Beweglichkeit, unter Einflüssen, die dem suchenden Auge verborgen bleiben.

Um diese difficilen Vorgänge kennen zu lernen, schenken wir unsere Aufmerksamkeit noch einmal den auf die Basis des Rückenfortsatzes einwandernden Teilstücken des Stolo prolifer. Wir sahen, daß sie vermittels Phorocyten bis an den Ort ihrer Fixierung transportiert werden. Während dieser Wanderung fällt im allgemeinen die Längsachse des Teilstückes, durch den Verlauf der 7 Stränge markiert, mit der Längsachse des Muttertieres zusammen, wenn wir von der kurzen Strecke der Aufwärtsbewegung an der rechten Flanke absehen. Wenn es nun zutreffen sollte, daß wir in dem spitzeren Pol, welcher während der ganzen Dauer der Vorwärtsbewegung der vorauseilende bleibt, den Mundpol des späteren Tieres erblicken dürfen, so würde dieser also während der Wanderung dem entsprechenden Körperabschnitt des Muttertieres entgegengesetzt gerichtet sein. Daß die Orientierung der Wanderknospe zur Unterfläche keine konstante ist, wurde schon hervorgehoben. Wir sahen auch schon, wie auch die auf den Dorsalauswuchs übertretenden Wanderknospen wurstförmige Gestalt besitzen, ihre Längsachse also noch parallel zu der der Amme orientiert ist (Taf. XVIII, Fig. 7). Es wurde auch bereits hervorgehoben, daß die Wanderknospen, welche vor ihrer Fixierung stehen, ihre langgestreckte Gestalt aufgeben und abgerundet erscheinen. Sie besitzen, wie GROBBEN (1882, S. 44) treffend angiebt, „die Gestalt eines kleinen Köpfchens". Wenn wir nun bedenken, daß aus den fixierten Knospen in jedem Falle Sprossen hervorgehen, deren Längsachsen senkrecht zum Rückenauswuchs und somit zur Längsachse des Körpers der Amme gestellt sind, so geht aus alledem klar hervor, daß der Fixierung eine Orientierung der bisher wandernden Knospen vorausgeht, derart, daß ihre Längsachsen, die bis dahin ungefähr parallel der Längsachse des Körpers verlaufen, senkrecht zu der letzteren gerichtet werden. Mit anderen Worten: die länglichen Wanderknospen werden mit Hilfe der Phorocyten schließlich auf einen ihrer Pole senkrecht aufgestellt, wobei sich ihre Abrundung vollzieht. Ob es nun der spitzere, immer vorauseilende Pol ist, welcher aufgerichtet wird, also frei endigt, vermag ich durch direkte Beobachtung nicht zu erweisen, da ich seiner Zeit bei der Beobachtung des lebenden Materials leider auf diesen Gesichtspunkt noch nicht aufmerksam geworden war. Allein, wenn wir ihn als das spätere Vorderende der Knospe betrachten, dann müssen wir dies konsequent fordern, denn das aufgerichtete Ende der Knospe erhält später die Ingestionsöffnung.

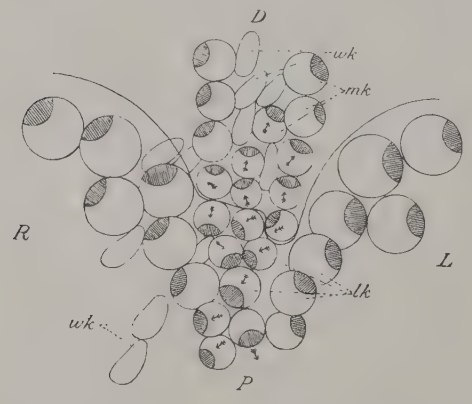


Fig. 9. Basalteil des Rückenfortsatzes einer Amme von *D. denticulatum*. Proximal von der schwarzen Kontur: Lateralknospen, distal: Medianknospen. Mit ↗ bezeichnete Knospen sind noch im Wandern, bez. Fixieren begriffen. Nervensystemanlage ist mit Schraffen angedeutet. 1 : 130.

Ich brauche nun kaum noch zu erwähnen, daß die aufgesetzte, abgerundete Wanderknospe, ehe sie sich festsetzt, einmal ihren definitiven Platz aufsucht und sodann während dieser Zeit in bestimmter Weise sich noch so orientiert, daß ihre spätere Dorsalseite stets nach außen gewendet erscheint. Es ist interessant, zu beobachten, wie beispielsweise die zu lateralen Sprossen bestimmten Knospen, welche von dem Sammelplatze proximalwärts nach den zuletzt fixierten Lateralknospen hinwandern, bereits gerichtet sind, und zwar um so bestimmter, je näher sie dem Ziele ihrer Wanderung sind (Textfig. 9).

Ihre Orientierung läßt sich bei stärkeren Vergrößerungen leicht an der großzelligen Nervensystemanlage erkennen. Sie erscheint bei den weiter rückwärts liegenden Knospen bereits mehr oder weniger proximalwärts gerichtet, bei den mehr nach vorn gelegenen ist eine Drehung dieses Stranges nach außen schon erkennbar, so daß man in den meisten Fällen geradezu voraussagen kann, welcher der beiden lateralen Reihen die einzelnen Knospen sich angliedern werden. Dabei wird das Ankommen der Knospen nach Zeit und Zahl scheinbar ganz exakt geregelt, wenigstens läßt die streng symmetrische Anordnung der ersten Lateralknospen, die bei allen Ammen immer wieder imponierend in die Augen fällt, darauf schließen. In dieser Weise erfolgt die Orientierung sämtlicher Lateral- und Medianknospen, ebenso die der Teilstücke der Geschlechtsurknospe, welche zu Geschlechtstieren sich entwickeln.

Die Bildung der medianen Sprossenreihen.

Ueber die Anordnung der Mediansprossen auf dem Dorsalauswuchs der Amme verdanken wir keinem Geringeren als Gegenbaur (1856, S. 294) die ersten Angaben, welche von den späteren Forschern zwar bestätigt, von keinem aber wesentlich ergänzt worden sind. Ich erlaube mir, das Wichtigste der Gegenbaur'schen Angaben zu citieren. „3—6 Knospen sind in der Medianlinie des Keimstockes zusammengruppiert, und einige von diesen Knospen sind weiter in der Entwickelung vorgeschritten, als die übrigen derselben Gruppe, aber in der Weise, daß vom Anfang bis zum Ende des Keimstockes eine fortschreitende Ausbildung sich erkennen läßt. Charakteristisch für die Sprößlinge der Medianreihe ist daher vor allem ihre beständige Neubildung, nicht nur an der Basis des Keimstockes, wo eine Neubildung auch für die Lateralsprößlinge besteht, sondern auf der ganzen Länge des Keimstockes, so daß das äußerste Ende desselben noch Mediansprößlinge produziert(?), während die Seitenreihen schon lange steril wurden.“ Ulianin (1884, S. 88) fügt diesen Angaben speciell über die Anordnung der Mediansprossen noch die Bemerkung hinzu: „Jeder Knospenhaufen der einen Seite entspricht dem Raume zwischen zwei Haufen der anderen Seite, so daß die Knospenhaufen in einer Zickzacklinie geordnet erscheinen.“ Auf andere Mitteilungen Ulianin's, welche mit diesen Fragen im Zusammenhange stehen, werde ich bei Gelegenheit zurückkommen. Es wird sich zeigen, daß diese Beobachtungen von Gegenbaur und Ulianin über die Verteilung der Mediansprossen den thatsächlichen Verhältnissen vollkommen entsprechen, daß diese letzteren aber im einzelnen noch manches Interessante bieten, was jene Angaben unberücksichtigt lassen.

Wir kehren nochmals zu der Betrachtung des Teiles am Rückenauswuchse zurück, wo die Einwanderung der Teilstücke des ventralen Stolo prolifer rechtsseitig erfolgt. Von hier aus hebt nicht nur die Bildung der lateralen Sproßreihen an, wie bereits ausgeführt wurde, sondern auch die medianen erfahren hier ihre beständige Weiterbildung. Wir finden diesen medianen Raum (Taf. XVIII, Fig. 7) völlig besetzt mit zahlreichen abgerundeten Knospen, die absolut ungeordnet und so dicht im langsamen Tempo neben- und umeinander herumkriechen, daß viele derselben sich gegenseitig oft stark polyedrisch abplatten. Zu beiden Seiten des von ihnen besetzten Raumes, oder über diese Knospen hinwegkletternd, auch zwischen ihnen sich hindurchzwängend, beobachten wir eben angekommene Wanderknospen (*wk*), die an ihrer länglichen Gestalt sofort leicht kenntlich und von jenen rundlichen Knospen von etwa gleicher Größe wohl zu unter-

scheiden sind. Das bunte Durcheinander könnte vielleicht an das Bild eines Ameisenhaufens erinnern.

Durchmustern wir von hier aus aufmerksam die mediane Partie des Rückenfortsatzes, so fällt auf, daß allmählich distalwärts immer deutlicher aus der wirren Schar der Knospen 2 mediane Reihen durch die kontinuierlich zunehmende Größe ihrer Glieder hervortreten. Sie sondern sich zu beiden Seiten des chaotischen Knospenkomplexes aus und ziehen zu einander parallel nach hinten, wobei sie auch weiterhin eine zunächst noch dicht gedrängte Schar wandernder Knospen, den „Urknospenstreifen" ULIANIN's, umsäumen. Die Knospen beider Reihen stehen sich jedoch nicht genau gegenüber, sondern alternieren derart miteinander, daß immer die eine dem Zwischenraume zwischen zwei anderen der Gegenreihe entspricht. Mit der Größe der einzelnen Knospen innerhalb dieser Reihen nehmen auch ihre Entfernungen voneinander regelmäßig zu.

Weiter distalwärts drängt sich uns bald eine neue Wahrnehmung auf (Taf. XVIII, Fig. 8). Genau wie vorher aus dem Knospengewirr die Glieder der beiden medianen Reihen sich aussondern, sehen wir jetzt aus dem „Urknospenstreifen" in regelmäßiger Anordnung Knospen hervortreten (*ek'*), die durch Größe und strenge Abrundung von den übrigen länglichen sich deutlich abheben. Es erscheint je eine streng gesetzmäßig in dem Zwischenraume, welchen zwei Knospen der medianen Reihen (*mk*) zwischen sich lassen. Ich nenne sie „Ersatzknospen erster Ordnung". Sie bilden zwei neue innerhalb der ersten verlaufende Reihen, von denen jedoch die linke konstant weiter vorn beginnt als die rechte, eine Wahrnehmung, die sich uns noch wiederholt aufdrängen wird, weshalb erst weiter unten auf diese Erscheinung eingegangen werden soll. Bei dem fortgesetzten Längenwachstum des Rückenfortsatzes rücken die Knospen der medianen Reihen beständig auseinander. Die erste Ersatzknospe liegt, wie wir sahen, im Zwischenraum zwischen zwei Medianknospen. Bei dem Auseinanderrücken der letzteren gelangt sie zunächst schräg nach innen vor die distale Medianknospe (Taf. XVIII, Fig. 8, letzte Glieder), schließlich völlig proximalwärts vor diese (Taf. XIX, Fig. 1 *ek'*). Entsprechend dem distalen Auseinanderrücken beider Knospenreihen verliert auch der „Urknospenstreifen" bedeutend an Dichte, eine Thatsache, auf die schon ULIANIN (1884, S. 88) hingewiesen hat.

Nachdem die erste Ersatzknospe fixiert und bereits etwas gewachsen ist, sehen wir eine neue, dritte Reihe regelmäßig fixierter Knospen aus dem Gewirr der wandernden Knospen erstehen (Taf. XIX, Fig. 1). Die Stiele, mit denen die Medianknospen der ersten Reihen (*mk*) auf ihrer Unterlage sich festgesetzt haben, sind von hier an mit je einer jungen Knospe (*guk'*) besetzt, welche an dem späteren Ventralauswuchse (= Stiel) des Pflegtieres Knospen zur Abschnürung bringen, die zu Geschlechtstieren sich entwickeln. Ich nenne diese eben fixierten Knospen „Geschlechtsurknospen erster Ordnung". Die bereits erwähnte Beobachtung, daß die entsprechende linke Reihe eher beginnt als die rechte, daß also auf bestimmter Höhe nur die linke zu finden ist, kann man auch hier wieder machen. Wir erhalten bereits jetzt den Eindruck regelmäßig alternierender, in einer Zickzacklinie geordneter „Knospenhaufen", obschon es zunächst nur 3 Knospen sind, welche sie zusammensetzen. Weiter distalwärts gesellt sich zu diesen dreizähligen Haufen eine vierte Knospe konstant hinzu (Taf. XIX, Fig. 2 *ek''*). Sie erscheint proximalwärts von der Ersatzknospe erster Ordnung gelegen und würde als „Ersatzknospe zweiter Ordnung" zu bezeichnen sein. Inzwischen ist mit ihren Nachbarn auch die Ersatzknospe erster Ordnung (*ek'*) ansehnlich herangewachsen, und wir können aus dem bisher ge-

schilderten gesetzmäßigen Gange der Knospenfixierung von vornherein erschließen, daß sich an sie nunmehr eine wandernde Knospe anlegen wird. Es kommt in der That jetzt zur Ausbildung einer Geschlechtsurknospenreihe zweiter Ordnung (Taf. XIX, Fig. 3 *guk''*), deren Glieder jeweils den Fuß einer Ersatzknospe zweiter Ordnung (*ek''*) besetzt halten. Wiederum treffen wir rechts die erste dieser „Geschlechsurknospen zweiter Ordnung" um einige Haufen später an, da ja auch die Ersatzknospen erster Ordnung der rechten Reihe an Größe und Ausbildung hinter denen der linken Reihe auf gleicher Höhe zurückstehen.

Damit ist jedoch die regelmäßige Besiedelung des Rückenauswuchses noch nicht vollendet; denn auf die Fixation der Geschlechtsurknospenreihe zweiter Ordnung folgt die einer „Ersatzknospenreihe dritter Ordnung" (Taf. XIX, Fig. 4 *ek'''*), deren Glieder, wie zu erwarten, vor den Ersatzknospen zweiter Ordnung (*ek''*) gelegen sind. Kaum hat sich dies vollzogen, so heften sich „Geschlechtsurknospen dritter Ordnung" (*guk'''* Taf. XIX, Fig. 5) an den Stielen der Ersatzknospen zweiter Ordnung an, während bereits Wanderknospen (*wk*) im Anmarsch gegen die zuletzt fixierten Ersatzknospen dritter Ordnung sich befinden, die sich bald darauf als „Ersatzknospen vierter Ordnung" vor jenen festsetzen.

Ich bin leider nicht in der Lage, angeben zu können, bis zu welchen Graden sich diese gesetzmäßige Anordnung fortsetzt, bevor das Ende eines entwickelten Rückenauswuchses erreicht ist. Diese waren, soweit ich solche besaß, weiter hinaus infolge des Experimentierens mit den Ammen nicht mehr so gut erhalten, daß ich mit Sicherheit weitere Angaben machen könnte. Es verbürgt jedoch, wie ich glaube, die bisherige gesetzmäßige Besiedelung jedenfalls, daß sie in der angegebenen Weise fortschreiten wird. Dabei ist jedoch eins zu berücksichtigen. Nachdem eine Ersatzknospe vierter Ordnung sich fixiert hat, haben die ältesten Mediansprossen bereits eine solche Größe und Ausbildung erreicht, wenigstens die der linken Reihe, daß die Zeit ihrer Loslösung vom Rückenfortsatz nicht mehr allzufern sein dürfte. Wir würden also jeden Haufen vielleicht noch um etwa 2 Ersatzknospen (fünfter und sechster Ordnung) und 2 Geschlechtsurknospen (vierter und fünfter Ordnung) vermehrt finden, wenn das älteste Pflegtier dieser Gruppe wegschwimmt, so daß in Wirklichkeit die Zahl der Knospen eines Haufens eine bestimmte Grenze, also etwa ein Dutzend (1 Medianknospe, 5 Geschlechtsurknospen, 6 mediane Ersatzknospen), niemals, auch nicht am Ende des Fortsatzes, überschreiten dürfte (wenn wir die von der Geschlechtsurknospe des ältesten Pflegtieres bereits abgeschnürten Geschlechtsknospen außer acht lassen).

Wenn ich eben versuchte, lediglich das wiederzugeben, was bei der Durchmusterung eines kleinen basalen Teiles von einem konservierten Rückenfortsatz jener großen Ammen von *D. Gegenbauri* dem Auge sich darbietet, so wird es nicht schwer fallen, sich danach ein anschauliches Bild von dem regen Leben zu entwerfen, welches auf ihm herrscht. Wir sehen (Taf. XVIII, Fig. 7), wie an der Basis von rechts her die wandernden Teilstücke des Stolo prolifer in rascher Folge zwischen den bereits fixierten ersten Gliedern der rechten Lateralsprossenreihe sich hindurchzwängen, um auf die mediane Partie überzutreten. Hier sind in wirrem Durcheinander bereits eine stattliche Anzahl vorher angekommener Wanderknospen versammelt, welche ihre wurstförmige Gestalt aufgegeben und sich abgerundet haben: immer, wie wir sahen, ein Zeichen dafür, daß sie nicht bestimmt sind, noch weite Wanderungen vorzunehmen, sondern daß ihre baldige Fixierung bevorsteht.

Andere, mit diesen zugleich angekommene Wanderknospen behielten ihre wurstförmige Gestalt bei und wanderten gleich nach ihrer Ankunft auf der Mediane des basalen Rückenfortsatzes distalwärts. Wir haben sie bereits in dem dichten Urknospenstreifen zu suchen, der von diesem Sammelplatze aus nach hinten führt (Taf. XVIII, Fig. 8). Es sind diejenigen Wanderknospen, welche in dieser länglichen Form bis in die entferntesten Partien des Rückenfortsatzes getragen werden und bestimmt sind, auf der ganzen Länge desselben beständig neue Ersatzknospen- bezw. Geschlechtsurknospenreihen zu formieren, kurz, die beständige Neubildung zu besorgen, welche schon GEGENBAUR (1856) als besonders charakteristisch für die Mediansprößlinge ansah. Ein Teil von jenen nun, welche abgerundete Form angenommen haben, ziehen beständig langsam proximalwärts, oft schon in zwei geordneten Reihen, um Lateralsprossen zu bilden (Taf. XVIII, Fig. 7 *lk*). Die große Masse jedoch verbleibt im allgemeinen an diesem Sammelplatze so lange in ständiger Bewegung, bis sowohl durch den Abzug jener lateralen Knospen nach vorn, als auch infolge des kräftigen Längenwachstums des Fortsatzes, an dieser Stelle Platz geschaffen ist, in regelmäßiger Anordnung an die zuletzt festgesetzten Knospen beider medianen Reihen sich anzugliedern, welche hier ihren Ursprung nehmen und durch das Wachstum des Fortsatzes unter beständiger Größenzunahme ihrer Glieder langsam hinausgeschoben werden. Wir dürfen vermuten, daß es die jeweils ältesten Wanderknospen sein werden, welche hier in der proximalen Verlängerung der beiden medianen Reihen antreten, um ihre ständige Weiterbildung zu sichern. Sie sind wiederum, wie auch alle ihnen folgenden Knospen, bereits im Momente ihres Festsetzens streng so orientiert, daß ihre Dorsalseiten nach außen gerichtet erscheinen (Textfig. 9, S. 152).

Dieser dreifachen Verwendung dienen natürlich auch die Wanderknospen, mit welchen wir den Sammelplatz betraten, ebenso wie alle ihnen noch folgenden. Einige ziehen beständig distalwärts, um die Zahl der Knospen in den Haufen in gesetzmäßiger Weise zu vermehren, resp. nach dem Wegschwimmen der ältesten Sprossen zu ergänzen. Andere wandern abgerundet eine kurze Strecke proximalwärts; sie sind bestimmt, als Lateralsprossen die lateralen Reihen weiter zu bilden. Endlich sichert ein dritter Teil an der Basis des Rückenfortsatzes die beständige Weiterbildung der beiden ersten Mediansprossenreihen.

Nehmen wir jetzt an, es risse der Rückenfortsatz kurz hinter dem Sammelplatze ab, der persistierende Stumpf aber wüchse von neuem aus und würde regelmäßig besiedelt, so könnten wir dasselbe beobachten, was sich bei der ersten Bevölkerung des jungen Auswuchses verwirklicht finden muß. Es wird sich dann zeitlich successiv das abspielen, was wir bei der Durchmusterung des Auswuchses von vorn nach hinten sehen. Die beiden Reihen fixierter Mediansprossen reichen also dann bis an das (gedachte) Ende des Fortsatzes. Sie schließen einen Raum ein, auf welchem eine dicht gedrängte Menge vorwärts wogt. Es sind wurstförmige Wanderknospen, von denen einige mittlere Einschnürungen erkennen lassen, die auf beginnende Zweiteilung hindeuten (Taf. XIX, Fig. 1 *wk'*; vergl. auch Textfig. 10). Mitunter scheinen die länglichen Wanderknospen während ihrer Vorwärtsbewegung in bestimmter Weise orientiert zu sein. Während im allgemeinen, wie schon bemerkt wurde, die Orientierung der wandernden Teilstücke des Stolo prolifer zu ihrer Unterfläche eine wechselnde ist, so daß wir den großzelligen Nervenstrang bald rechts oder links, bald dorsal liegend, beobachten können, gelingt es manchmal bei einigen

Wanderknospen, die im Urknospenstreifen den Dorsalfortsatz hinab ziehen, nachzuweisen, daß die ganglionäre Zellgruppe derjenigen, welche mehr an den linken Knospenreihen entlang wandern, diesen zugewendet erscheint, und daß die rechts kriechenden das entsprechende Verhalten zeigen (Textfig. 10). Ich konnte einigemal diese Erscheinung an kleinen Trupps beobachten, so daß ich fast glauben möchte, diese Orientierungen seien nicht zufällige, sondern die Wirkung bestimmt gerichteter Kräfte.

Auch bereits abgerundete, noch wandernde Knospen treffen wir hier in dem basalen Abschnitt des „Urknospenstreifens". Wir vermissen sie weiter distal (Taf. XIX, Fig. 2), und es scheint demnach, als ob vielleicht schon aus mechanischen Gründen der Transport abgerundeter Knospen auf weite Strecken unterbliebe, abgesehen davon, daß ja dieser Zustand der Fixierung unmittelbar vorausgeht.

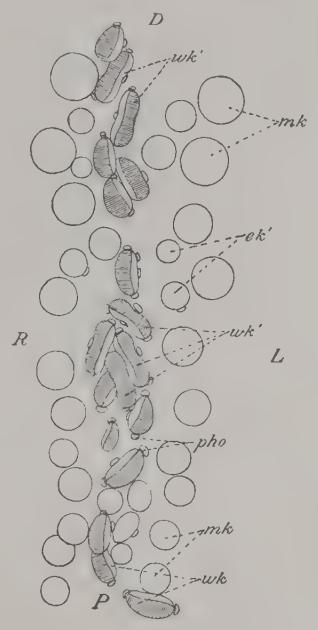


Fig. 10. Die Lage des Nervenstranges in den Wanderknospen ist durch Schraffen angedeutet. 1 : 100. (*Dol. Gegenbauri.*)

Jetzt beginnen, nachdem die hintersten, am gedachten Ende des Fortsatzes gelegenen ältesten Mediansprossen eine gewisse Größe erreicht haben, einige aus der Menge der länglichen Wanderknospen sich abzurunden und nach innen zwischen je 2 Medianknospen sich festzusetzen. Sie formieren die Reihe der Ersatzknospen erster Ordnung (Taf. XVIII, Fig. 8 *ek'*), deren Fixierung gleichen Schritt hält mit der Größe und Ausbildung der Mediansprossen, so daß also zu einer nachfolgenden Medianknospe erst dann eine Ersatzknospe tritt, wenn jene etwa die Entwickelungsstufe derjenigen ältesten Medianknospe erreicht hat, bei welcher vorhin die erste Festsetzung einer Ersatzknospe erfolgte.

Infolge des Austrittes aller jener nunmehr fixierten Knospen aus dem Verbande des „Urknospenstreifens" erscheint dieser bereits weniger dicht (Taf. XVIII, Fig. 8). Dazu kommt, daß die auf einem bestimmten Raume eben wandernden Knospen durch das beständige kräftige Wachstum des Fortsatzes fortwährend über eine größere Strecke zerstreut werden. Das Längenwachstum des Rückenauswuchses muß, wie aus den Abständen der Knospen hervorgeht, als in allen Teilen etwa gleichförmig angesehen werden. Wenn die Zwischenräume zwischen den weiter distal gelegenen Knospen bedeutend größer sind als die zwischen den weiter proximalwärts fixierten jüngeren, so erklärt sich das eben daraus, daß die hinteren Partien bedeutend länger im Wachstum befindlich sind, als die vorderen. Es ist darum diese Verteilung kein Beweis für eine Vergrößerung, die etwa nahe dem Ende besonders stark sich geltend machen würde. Uebrigens spricht auch die Verteilung der Lateralsprossen gegen diese Annahme.

Nunmehr beobachten wir, wie, wiederum bei den ältesten Mediansprossen anhebend, die Reihen der Geschlechtsurknospen erster Ordnung sich formieren. Wie auf ein gegebenes Zeichen hin ändern in der Nähe solcher „reifer" Mediansprossen wandernde Knospen ihren Kurs, wenden sich, nachdem sie ihre Vorwärtsbewegung eingestellt haben, mit dem vorderen Pol der fraglichen Knospe zu, um sich auf ihren Stiel hinaufschleppen zu lassen. Auch am konservierten Material,

besonders weiter distalwärts, wo die Zahl und Dichte der Wanderknospen bedeutend abgenommen hat, und die Bewegung der einzelnen besser sich verfolgen läßt, gelingt es oft, aus der Richtung und Stellung einer Wanderknospe voraussagen zu können, wohin sie sich zur Fixierung begeben haben würde (Taf. XIX, Fig. 5).

In analoger Weise erfolgt nun auch die Entstehung der übrigen Knospenreihen streng gesetzmäßig in der Folge, welche eben bei der Durchmusterung des Rückenfortsatzes geschildert wurde. Es beginnt die Fixierung der ersten Knospen einer neuen Reihe stets da, wo die ältesten Knospen der Reihen niederer Ordnung sitzen, zeitlich und auch lokal um so weiter hinaus verschoben, einer je höheren Ordnung sie angehören. Von hier aus schreitet die Bildung der Reihen in proximaler Richtung fort, so daß wir eben an einem Rückenfortsatze, der auf der Höhe seiner Ausbildung steht, distalwärts mehr ineinander gefügte Knospenreihen antreffen, als proximal; oder was dasselbe ist: die Knospenhaufen der distalen Partie setzen sich aus einer größeren Anzahl regelmäßig geordneter Knospen zusammen, als die der proximalen. Ferner giebt natürlich der dem Ammenkörper genäherte basale Abschnitt das Bild des jungen Rückenauswuchses wieder. Nach hinten zu fortschreitend, erblicken wir successive Anordnungen, welchen Ausbildungsstadien entsprechen würden, die zwischen einer Anfangs- und Endentwickelung liegen müssen.

Das Gesetz für die Fixation der Knospen würde also folgendermaßen sich formulieren lassen: Der Fixierung der Medianknospen folgt die der Ersatzknospen erster Ordnung proximalwärts vor jenen. Hierauf setzen sich Geschlechtsurknospen erster Ordnung an den Medianknospen fest. Es folgen Ersatzknospen zweiter Ordnung wiederum proximal vor den Ersatzknospen erster Ordnung. Jetzt erhalten die Ersatzknospen erster Ordnung je eine Geschlechtsurknospe zweiter Ordnung, worauf sich Ersatzknospen dritter Ordnung abermals proximal vor den Ersatzknospen zweiter Ordnung fixieren. Nachdem schließlich Geschlechtsurknospen dritter Ordnung den Ersatzknospen zweiter Ordnung sich angeheftet haben, treten Ersatzknospen vierter Ordnung proximal vor die Ersatzknospen dritter Ordnung.

Es wechselt also zeitlich die Fixierung der Ersatzknospen mit der der Geschlechtsurknospen ab, und zwar derart, daß den Ersatzknospen die Geschlechtsurknospen derselben Ordnung folgen, worauf die Ersatzknospen der nächst höheren Ordnung, dann wieder die Geschlechtsurknospen dieser Ordnung an die Reihe kommen. Die Geschlechtsurknospen erster Ordnung gehören den Medianknospen, die Geschlechtsurknospen zweiter Ordnung den Ersatzknospen erster Ordnung an. Dasselbe Verhalten gilt dann für die späteren Generationen. Die Ersatzknospen erster Odnung treten stets proximal vor die Medianknospen, die folgenden Ersatzknospen proximal vor die Ersatzknospen niederer Ordnung; also die Ersatzknospe zweiter Ordnung vor die Ersatzknospe erster Ordnung.

Drücken wir die gesetzmäßige Besiedelung des Rückenfortsatzes mit Mediansprossen und die gleichzeitige Fixierung der Geschlechtsurknospen an den Stielen der medianen Knospen in Formeln aus, mit den Bezeichnungen, welche auch für die Tafelerklärung gewählt wurden, so geben folgende Formelbilder die zeitliche Aufeinanderfolge der Knospenreihen wieder:

mk	*mk*	*mk guk'*	*mk guk'*	*mk guk'*	*mk guk'*	*mk guk'*	*mk guk'*
	ek'	*ek'* .	*ek'*	*ek' guk''*	*ek' guk''*	*ek'' guk'''*	*ek' guk''*
			ek''	*ek''*	*ek''*	*ek''' guk'''*	*ek'' guk'''*
					ek'''	*ek'''*	*ek'''*
							ek''''

Wie daraus erhellen dürfte, entspricht die Angabe Ulianin's (1884, S. 86) nicht den Thatsachen, daß nämlich von den längs des ganzen Dorsalauswuchses verbreiteten Urknospen sich „zu gleicher Zeit" Knospen abtrennen, die längs der Mittellinie des dorsalen Auswuchses gruppenweise sich anordnen. Es wird zunächst wohl kaum möglich sein, bei den „auf der Rückenseite des Auswuchses liegenden Urknospen" zu verfolgen, ob sie alle in demselben Alter Knospen abzugeben beginnen. Wie wäre dann die Thatsache der gesetzmäßigen Einordnung der Knospen zu erklären?

Es wurde schon hervorgehoben, daß nur zu den fixierten Knospen, welche eine bestimmte Ausbildung erreicht haben, Wanderknospen gesetzmäßig herantreten. In letzter Linie beherrschen die fixierten Knospen den gesamten Wanderungsmechanismus[1]). Aus dieser Thatsache nur lassen sich dann die Verschiedenheiten der Knospenzahl erklären, welche sich an bestimmten Stellen zwischen einem rechten und linken Haufen ergeben. Es wurde schon erwähnt, daß wir am ausgebildeten Rückenfortsatze der Amme eine linke Knospenreihe immer weiter proximal beginnend antreffen, als die ihr entsprechende rechte. Auf der gleichen Höhe zeigt sich dann an bestimmten Stellen, daß ein Knospenhaufen rechts die Knospe der zuletzt fixierten Ordnung noch nicht besitzt, die sich in dem entsprechenden linken bereits gesetzmäßig eingefügt hat. So fehlen (Taf. XVIII, Fig. 8) z. B. der rechten Seite im proximalen Teil die Ersatzknospen erster Ordnung noch, während sie auf gleicher Höhe links bereits vorhanden sind. Ebenso entbehren (Taf. XIX, Fig. 1) die ersten 5 rechten proximalen Knospenhaufen noch der Geschlechtsurknospen erster Ordnung (*guk'*). Der Taf. XIX, Fig. 5 dargestellten Partie fehlt rechts die Geschlechtsurknospe dritter Ordnung noch.

Denken wir uns wieder den jungen Rückenauswuchs, dessen Bevölkerung mit Knospen eben erst beginnt, so sehen wir, wie die ersten fixierten Medianknospen in zwei einzeiligen Reihen durch das Längenwachstum des Fortsatzes hinausgeschoben und wie diese letzteren proximalwärts durch fortwährend neu ankommende Wanderknospen weiter gebildet werden (Taf. XVIII, Fig. 7). Gleich von Anfang an bleiben nun die Medianknospen der rechten Reihe etwas in ihrer Entwickelung gegenüber den entsprechenden der linken Reihe zurück. Je weiter die Ausbildung der Medianknospen fortschreitet, um so erheblicher werden die Größenunterschiede zwischen den entsprechenden rechten und linken Knospen (Taf. XIX, Fig. 4). Wenn es nun richtig ist, daß eine fixierte Knospe erst von einer bestimmten Ausbildung an einen entsprechenden Reiz auf eine wandernde ausüben kann, welcher das Festsetzen der letzteren veranlaßt, so müssen zunächst folgerichtig die Ersatzknospen erster Ordnung links eher zur Fixierung gelangen als rechts, da ja auch die Mediansprossen der linken Reihe weiter entwickelt sind als

1) In welcher Weise die Anordnung der ersten auf den Dorsalauswuchs gelangten Knospen erfolgt, werden weitere Untersuchungen festzustellen haben. Allein, nachdem nur zwei wandernde Teilstücke als mediane Knospen in bestimmter Weise sich fixiert haben, ist damit die Möglichkeit einer successiven regelmäßigen Besiedelung in der gedachten Weise gegeben; denn die im Entstehen begriffenen zwei medianen Reihen werden durch das Längenwachstum des Rückenfortsatzes passiv hinausgeschoben. Von ihnen aus erfolgt nun die Fixierung der Ersatzknospen erster Ordnung und so fort.

die entsprechenden rechten (Taf. XVIII, Fig. 8). Ganz in derselben Weise wird nun scheinbar auch das Festsetzen der Geschlechtsurknospe erster Ordnung von der Medianknospe beeinflußt (Taf. XIX, Fig. 1), ferner offenbar von der Ersatzknospe erster Ordnung, die links eher fixiert, also weiter ausgebildet ist als die entsprechende rechts, die Einordnung der Ersatzknospen zweiter Ordnung, und so fort.

Je weiter nun die Entwickelung der Sprossen fortschreitet, um so erheblicher werden die Unterschiede in der Ausbildung, weil die anfängliche Beschleunigung im Wachstum bei den linksseitigen Knospen auch fernerhin gegenüber der Verzögerung in den Knospen der rechten Reihe bestehen bleibt. Besonders deutlich treten die Differenzen zwischen den weiter entwickelten Mediansprossen der ersten Reihen zu Tage. Auf jene weiter entwickelten Mediansprossen muß natürlich die Geschlechtsurknospe erster Ordnung entsprechend früher gelangt sein, was sich darin deutlich ausspricht, daß die letztere bereits 2 Geschlechtsknospen zur Abschnürung gebracht hat, während die Geschlechtsurknospe auf der entsprechenden rechten Medianknospe noch relativ klein und also weit davon entfernt ist, den Abschnürungsprozeß vollziehen zu können.

Es wäre sehr interessant, an einem völlig unverletzten Rückenauswuchse noch weiter hinaus diese asymmetrische Entwickelung zwischen rechten und linken Knospenreihen verfolgen zu können. Mein Material ließ dies leider nicht zu. Allein ich glaube, daß wir den schließlichen Erfolg und Zweck auf Grund dessen, was wir unmittelbar konstatieren konnten, erschließen dürfen. Zunächst darf es als feststehend gelten, daß diese Entwickelung auch noch weiter hinaus anhält. Wenn nun die Mediansprossen bei einer bestimmten Ausbildung den Rückenauswuchs als freischwimmende Pflegtiere verlassen, so müssen die der linken Reihe damit beginnen und successiv sich loslösen, wenn sie eben die bestimmte Organisation erreicht haben. So entblößt sich die linke Reihe in proximaler Richtung fortschreitend der ältesten Mediansprossen. Nach einer gewissen Zeit (während welcher das Ablösen der linksseitigen eine bestimmte Strecke weit in der Reihe proximalwärts fortgeschritten ist) werden auch die ältesten Mediansprossen der rechts gelegenen Haufen so weit entwickelt sein, daß ihre Ablösung erfolgt. Da sie aber denen der linken Reihe gegenüberstanden, welche sich vorher zuerst ablösten, so liegen sie bedeutend weiter distalwärts, als die der linken Reihe, welche ihnen in ihrer Ausbildung jetzt gleichen und weiterhin successiv wegschwimmen. So würden wir uns also vorzustellen haben, daß die Ablösung zunächst in der linken Reihe beginnt und proximalwärts fortschreitet. Nach einer gewissen Zeit, wenn die weiter distal liegenden ältesten Tiere der rechten Reihe eben diese Ausbildung erfahren haben, beginnt auch hier das Wegschwimmen, so daß jetzt in beiden Reihen der Ablösungsprozeß gleichmäßig fortschreitet, jedoch so, daß er auf der linken Seite lokal und auch zeitlich stets der rechten vorauseilt. Wenn dann sämtliche links gelegenen ersten Mediansprossen bis an die Basis heran sich losgelöst haben, wird die rechte Reihe damit noch nicht zu Ende gekommen sein. Während dessen haben aber bereits distal die Ersatzknospen erster Ordnung der linken Reihe diejenige Ausbildung erlangt, deren sie bedürfen, um selbständig leben zu können. Daher werden die Glieder dieser Reihe sich jetzt von hinten nach vorn abzulösen beginnen. Der weitere Verlauf läßt sich leicht vorstellen.

Fragen wir schließlich nach dem Zwecke eines solchen alternierenden Ablösens, so dürfte vielleicht in den Platzverhältnissen der Anstoß zu diesem Modus der Ablösung gelegen sein. Obgleich die Knospenhaufen der einen Seite mit denen der

anderen alternieren, würde wohl dort kaum genügend Platz vorhanden sein, wo völlig entwickelte Mediansprossen der einen Seite mit eben solchen der anderen abwechseln, da die wegschwimmenden Tiere eine ansehnliche Größe besitzen, und auch die Sprossen der nächstfolgenden Ordnung dann bereits eine fortgeschrittenere Ausbildung erlangt haben. Nun stehen aber den ältesten Sprossen der linken Seite thatsächlich stets weniger entwickelte derselben Ordnung rechtsseitig gegenüber, und bevor diese letzteren ihre völlige Ausbildung erlangen, sind die entsprechenden älteren Knospen der linken Seite bereits weggeschwommen. Auf diese Weise dürfte jeweils dem Raummangel, welcher die letzte Ausgliederung der Sprossen hemmend beeinflussen müßte, abgeholfen werden. Ich zweifle nicht, daß es an Rückenauswüchsen, die bis ans Ende wohlerhalten sind, leicht möglich sein wird, alle diese einstweilen postulierten Verhältnisse direkt zu beobachten.

Die Bildung der Geschlechtsknospen.

Die Wanderknospen, welche als „Geschlechtsurknospen" auf den Stiel einer „reifen" Median- oder Ersatzknospe gelangen, haben ihren Weg natürlich bis dahin genau in derselben Weise zurückgelegt, wie jede andere ihresgleichen. Nachdem eine Wanderknospe bestimmt ist, auf der in ihrer nächsten Nähe befindlichen Medianknospe sich zu fixieren, wendet sich der in der Bewegungsrichtung vorauseilende, spitzere Pol unter der kräftigen Arbeit der Phorocyten jener zu. Dabei beobachten wir, daß regelmäßig während dieser letzten Phase der Wanderung die längliche Knospe so zu ihrer Unterlage orientiert wird, daß der Nervenstrang dorsal zu liegen kommt, also dem Beschauer zugewendet wird. Es entspricht diese Lagerung der definitiven auf der entwickelten Medianknospe (dem Pflegtier), wo ebenfalls stets der bezeichnete Strang dem Tiere, bezw. dem Ventralauswuchse desselben (dem Stiele), abgewendet erscheint (Taf. XVI, Fig. 5). Die Wanderknospe wird nun vollends dicht an den Fuß der Medianknospe heran und schließlich mit ihrem vorderen Teile eine minimale Strecke auf ihn hinaufgeschleppt. Wir sehen, daß lange, kräftige Pseudopodien sich anheften und den schweren Knospenleib nach sich ziehen. Möglich, daß die hinteren 2—3 Phorocyten bei diesem Akt als Rollen dienen. Mit ihrem vorderen Pole dem Stiele der Medianknospe mehr oder weniger fest angeheftet, mit dem hinteren noch auf dem Rückenfortsatze ruhend, fällt die Längsachse der jungen Geschlechtsurknospe etwa mit der der Medianknospe zusammen (Textfig. 11 *a*). Nunmehr erfährt der hintere, den Rückenauswuchs noch berührende Teil der länglichen Wanderknospe eine Ortsveränderung, die bei allen, der linken Seite angehörenden entgegengesetzt gerichtet ist als bei denen, welche an rechts gelegenen Medianknospen angeheftet sind. Der hintere Pol wird bei den Wanderknospen, welche Mediansprossen der linken Reihe ansitzen, weiter distalwärts herumgedreht und so an den Stiel heran und wohl auch ein Minimum auf ihn heraufgebracht, daß jetzt die Längsachse der Geschlechtsurknospe schräg zur Längsachse ihrer Medianknospe gerichtet ist (Textfig. 11 *b*). Bei diesem Transport des hinteren Knospenabschnittes läßt sich öfter eine konstante Stellung derjenigen Phorocyten beobachten, welchen die Ausführung der Drehung zufällt. Wir sehen zwei

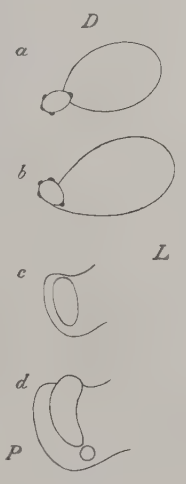


Fig. 11.

Zellen nahezu symmetrisch zu beiden Seiten des hinteren Poles angreifen; beteiligt sich noch eine dritte, dann schleppt sie genau median zwischen beiden, am hinteren Ende der Knospe. Inzwischen schreitet natürlich die Ausbildung der Medianknospe stetig fort, und auch ihr Stiel wächst stark in die Länge. Die aufsitzende Knospe gelangt somit weiter am Stiele hinauf, vom Rückenauswuchs weg. Die begonnene Drehung des hinteren Poles der Geschlechtsurknospe wird in demselben Sinne noch so lange fortgesetzt, bis ihre Längsachse senkrecht zu der der Medianknospe gerichtet ist, die Geschlechtsurknospe also quer über dem Stiel derselben liegt (Textfig. 11 *c*). Ihr vorderer Pol zeigt dann proximalwärts, ist der linken Körperseite der Medianknospe zugewendet (Textfig. 11 *d*). Nachdem sie besonders in der Längsrichtung mächtig herangewachsen ist, schnürt dieser Pol zahlreiche Knospen ab.

Bei den Geschlechtsurknospen nun, deren vorderer Pol sich auf einer rechts gelegenen Medianknospe fixiert hat, wird der hintere Pol nicht distal, sondern proximal herumgedreht und an den Stiel der Medianknospen herangebracht, damit die eben bezeichnete zur Medianknospe charakteristische Lagerung der Geschlechtsurknospe resultiert: der abschnürende Pol der linken Körperseite zugewendet (Textfig. 12; Taf. XVIII, Fig. 3, 5). Da die letztere bei den am Rückenauswuchs sitzenden rechten Mediansprossen distal gerichtet ist, schnüren die Geschlechtsurknospen der rechten medianen Reihen distal ab, die der linken natürlich proximal, weil eben die linken Körperseiten hier proximal gewendet sind. Von dieser gesetzmäßigen Orientierung wird jede Wanderknospe beherrscht, welche an den Stiel irgend einer Median- oder Ersatzknospe erster Ordnung herantritt, um als „Geschlechtsurknospe" sich zu fixieren. Ausnahmen bestätigen auch hier die Regel. Wir treffen, allerdings sehr vereinzelt, beim Durchmustern eines Rückenfortsatzes Geschlechtsurknospen der linken medianen Reihen, welche distal anstatt proximal, und entsprechend in den rechten Reihen solche, die proximal anstatt distal abschnüren; in beiden Fällen also dann nach der rechten Körperseite des Muttertieres. Es fällt auch nicht schwer, unter einer großen Anzahl von Pflegtieren einige wenige zu finden, deren abschnürender Knospenpol der rechten Körperseite zugewendet erscheint. Bemerken möchte ich noch, daß diese Verhältnisse nur für *D. Gegenbauri* zu gelten scheinen. Bei anderen Formen müssen sie offenbar anders liegen. Denn unter der überaus großen Anzahl von Pflegtieren von *D. denticulatum*, welche ich daraufhin untersucht habe, weist die Geschlechtsurknospe gerade umgekehrte Orientierung auf, d. h. ihr abschnürender Pol liegt mit verschwindenden Ausnahmen der rechten Körperseite zugekehrt (Taf. XVIII, Fig. 1, die Urknospe ist zwar verdeckt, die jüngsten Geschlechtsknospen aber liegen rechts; Textfig. 13, S. 164). Auch die Geschlechtsurknospen der Pflegtiere von *D. Mülleri* zeigen das gleiche Verhalten (Taf. XVIII, Fig. 4).

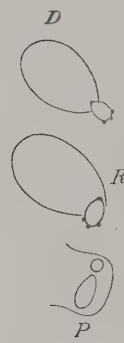


Fig. 12.

Normalerweise gelangt auf den Stiel der Medianknospe nur eine Geschlechtsurknospe, man trifft aber unter einer großen Anzahl ausgebildeter Pflegtiere sehr vereinzelt auch solche mit 2 Geschlechtsurknospen an. Nur in einem einzigen Falle beobachtete ich 3 Geschlechtsurknospen (Taf. XVIII, Fig. 2 *guk*). Wenn GROBBEN (1882, S. 55) mit den Worten: „Auch bei dieser Ammengeneration (Pflegtier) können mehrere Urknospen am Stolo (Ventralauswuchs) vorhanden sein" sagen will, daß ein solches Verhalten normal sei, so muß ich ihm mit ULIANIN (1884) darin widersprechen.

Nachdem die so orientierte Geschlechtsurknospe eine bestimmte Größe erreicht hat, beginnt an dem zugespitzten Pole der Abschnürungsprozeß, der während seiner ganzen Dauer hier lokalisiert bleibt. Nach der Vorstellung, die wir uns von einem wandernden Teilstücke des ventralen Stolo prolifer machten, daß es nämlich an seinen beiden Polen nicht mehr völlig gleichwertig sei, dürften wir anderes auch nicht erwarten. Gerade dieses Moment und auch das Verhalten, welches beim Anschleppen und Orientieren der Geschlechtsurknospen so sinnfällig zu Tage tritt, dürfte geeignet sein, dieser Vermutung einige Berechtigung zu verleihen. Abwechselnd rechts und links erfolgende Abschnürungen an einer und derselben Urknospe, wie sie Grobben bei der Entstehung der Lateralsprossenreihen beobachtet zu haben glaubt, existieren jedenfalls auch bei der Geschlechtsurknospe nicht.

Die Abschnürung von Teilstücken geht hier natürlich in derselben Weise vor sich, wie die Durchschnürung der verlängerten Stoloschnur und wie die einer Wanderknospe. Ich brauche deshalb darauf nicht zurückzukommen. Es muß jedes Teilstück auch einen Teil der 7 Stränge enthalten, welche die Urknospe in ihrer Längsachse so durchziehen, daß der Nervenstrang dem Stiele abgewendet, bei Ventralaufsicht dem Beschauer zugekehrt erscheint (Taf. XVI, Fig. 5). Demnach verlaufen auch in der abgeschnürten Geschlechtsknospe im Moment des Ablösens die Stränge im gleichen Sinne, also im allgemeinen parallel zur Unterfläche und zur Horizontalebene des Muttertieres. Da die Geschlechtssprossen des Pflegtieres aber normaliter zu diesem selbst genau so wie die Sprossen des Rückenauswuchses zur Amme orientiert sind, so müssen sich vor der Fixierung ganz ähnliche Orientierungsvorgänge abspielen wie auf dem Rückenauswuchse. Es wird die eben abgeschnürte köpfchenförmige Geschlechtsknospe während der Dauer der Wanderung bis an ihren definitiven Platz von den Phorocyten so gedreht, daß der Verlauf der Stränge bei ihrer Fixierung senkrecht auf dem bei ihrer Abschnürung steht; mit anderen Worten, das Teilstück wird schließlich wiederum, wenn wir so wollen, auf einen seiner Pole (den hinteren?) senkrecht aufgesetzt, doch nicht in beliebiger Orientierung seiner Medianebene zu der des Muttertiers. Bei sämtlichen Sprossen auf dem Dorsalauswuchs der Amme treffen wir die Dorsalseiten nach außen gewendet. Das trifft wiederum auch für die Geschlechtssprossen des Pflegtieres zu. Dadurch kommt ihre Medianebene in die des Muttertieres zu liegen, während sie dort senkrecht dazu gerichtet ist.

Ehe die Geschlechtsurknospe zur Abschnürung einer zweiten Geschlechtsknospe schreitet, hat sie ihre alte Größe wieder erreicht, die zur Zeit ihrer völligen Ausbildung das 6—8-fache eines eben abgeschnürten Teilstückes beträgt. Ihr hinterer Abschnitt ist dann regelmäßig umfänglicher als der etwas verjüngte vordere. Der Krümmung des entwickelten Ventralauswuchses schmiegt sie sich eng an (Taf. XVIII, Fig. 5). Die abgeschnürten Geschlechtsknospen werden von der Stelle ihrer Loslösung durch Phorocyten unmittelbar hinter die Urknospe (distal) abgeschleppt, wo schließlich die definitive Festsetzung sich vollzieht, nachdem die Orientierung der Knospen in der bezeichneten Weise vorausgegangen ist. Dabei rückt die nachfolgende dicht an die vorher abgeschnürte heran. Der junge Ventralauswuchs wächst nun aber beständig in die Länge und Breite. Dadurch gelangen die zuerst in einer dichten Reihe distal von der Urknospe fixierten Knospen nicht nur weiter hinaus, von der Urknospe weg, sondern werden auch auseinandergerückt. Auf diese Weise wird den nachfolgenden, die wiederum distal entlang der Urknospe

ziehen, Platz gemacht, und wir dürfen schon vermuten, daß je eine in den Zwischenraum zwischen zwei bereits fixierte Knospen dicht hineintreten wird (Taf. XVIII, Fig. 1—5). Dasselbe wiederholt sich, solange überhaupt Knospen abgeschnürt werden. So kommt es, „daß die ältesten Knospen näher seiner Spitze, die jüngeren aber näher der Urknospe gelagert sind" (ULIANIN 1884, S. 92). Behalten wir diese Besiedelung im Auge, berücksichtigen wir ferner das Tempo der Abschnürung und Form und Größe des Ventralauswuchses — beides variiert bei den einzelnen Species — so gelingt es nicht nur, die Entstehung der mannigfachen rosetten-, trauben- oder reihenförmigen Knospengruppierungen zu erklären, sondern auch die Reihenfolge, bezw. das relative Alter der einzelnen Knospen genau anzugeben.

Wenn wir an den Ventralauswüchsen von *D. denticulatum* beispielsweise die zahlreichen Knospen meist in einzelnen Etagen übereinander geordnet antreffen (Taf. XVIII, Fig. 1), so resultiert diese Anordnung einerseits aus dem schnelleren Tempo der Abschnürung, welchem andererseits ein relativ langsameres Längenwachstum des Fortsatzes gegenübersteht. Textfig. 14 giebt einen schematischen Grundriß der Besiedelung des in Textfig. 13 wiedergegebenen Ventralauswuchses eines Pflegtieres von *D. denticulatum*, der mit 18 Geschlechtsknopen besetzt ist. Die beiden ältesten Knospen liegen natürlich am weitesten distal und flankieren, breit voneinander abstehend, die übrigen Knospen. Beides erklärt sich aus dem Längen- und Breitenwachstum des Auswuchses insofern, als dieser Teil sich am frühesten schon, also auch am längsten im Wachstum befunden hat. Das Tempo der Abschnürung war im Anfang, bei der noch nicht völlig erreichten Ausbildung des Muttertieres, ein langsames und blieb es auch noch weiterhin. Deshalb gelangten nur 2 Knospen nebeneinander dazu, eine Reihe zu bilden. Die dritte Knospe trat in den Zwischenraum zwischen jene beiden. Er wurde, bevor eine vierte zur Fixierung gelangte, infolge des Breitenwachstums des Fortsatzes so erweitert, daß auch die vierte in ihm Fuß fassen konnte, und zwar an derselben Seite neben der dritten, an welcher auch die zweite neben der ersten sich festgesetzt hatte. So finden wir regelmäßig die Knospen, welche, nach ihrem Alter numeriert, die ungeraden Zahlen erhalten würden, auf der einen Seite, auf der anderen dagegen die mit geraden Nummern. Auch eine dritte Reihe erhielt nur 2 Knospen. Mit zunehmender Größe des Tieres wurde das Tempo der Abschnürung schneller. Das Abschnüren und Fixieren der Geschlechtsknospen erfolgte schneller, als das distale Abrücken und Auseinanderweichen der fixierten Knospen infolge des Längen- und Breitenwachstums des Fortsatzes, weshalb nun mehrere Knospen (4) nebeneinander in eine Reihe zu liegen kamen.

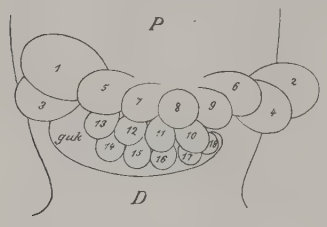


Fig. 13.

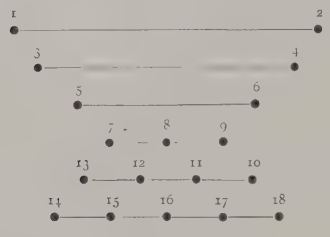


Fig. 14.

Ungefähr dieselben Knospengruppierungen kehren auch bei den Pflegtieren von *D. Gegenbauri* wieder (Taf. XVIII, Fig. 3). Sie lassen sich auf ein ähnliches Abschnürungs- und Wachstumstempo zurückführen. Am Ventralauswuchs der Pflegtiere von *D. Mülleri* fällt dagegen die lange schmale „Knospentraube" auf (Taf. XVIII, Fig. 4). Diese Anordnung resultiert umgekehrt aus dem langsameren Tempo der Abschnürung einerseits und andererseits aus einem bedeuten-

deren Längenwachstum des Fortsatzes. Im übrigen tritt uns auch hier die alternierende Anordnung der Knospen entgegen, von denen diejenigen mit ungeraden Zahlen der einen, die mit geraden der anderen Seite angehören. Eine Eigentümlichkeit weist die Lage der Geschlechtsurknospe (*guk*) insofern auf, als sie meist nicht quer, sondern schräg oder fast parallel zur Längsachse des Muttertieres gelagert erscheint.

Wenn bei den Knospen am reich besetzten Ventralfortsatz ihre oben bezeichnete Stellung senkrecht zur Längsachse des Muttertieres im einzelnen oft wenig gewahrt ist, so hat dies seinen Grund darin, daß der Fortsatz seinerseits eine unregelmäßig gekrümmte Fläche darstellt, und daß Abänderungen aus der bezeichneten Lage durch die dichte Stellung der Knospen hervorgerufen werden, besonders dann, wenn diese fortgeschrittenere Ausbildung besitzen. So werden regelmäßig die zu äußerst stehenden durch den Druck der entwickelten inneren Knospen nach außen mehr oder weniger umgelegt.

Wenn wir nun nach dem Schicksal der Geschlechtsurknospe fragen, so wurde schon erwähnt, daß sie, ehe eine neue Abschnürung vollzogen wird, ihre alte Größe wieder erreicht. Ich habe sie niemals, auch nachdem zahlreiche Knospen ihr entsprungen waren, kleiner gesehen als im Anfang der Knospenproduktion. Es gelang mir einigemal, Geschlechtsurknospen an alten Pflegtieren zu beobachten, welche offenbar zur Abschnürung nicht mehr fähig waren und diese kurze Zeit vorher eingestellt haben mußten, da die zuletzt abgeschnürten Knospen bereits in ihrer Ausbildung weiter fortgeschritten waren. Die Geschlechtsurknospen selbst besaßen noch ihre charakteristische wurstförmige Gestalt, waren aber, besonders dicht in ihrem Hinterabschnitt, mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt, welche, wie sich auf Schnitten zeigte, Osmium stark geschwärzt hatte. Ich möchte deshalb die Vermutung aussprechen, daß die Geschlechtsurknospe sich nicht aufteilt, sondern als solche degeneriert und wahrscheinlich abfällt, wenn die Teilungsfähigkeit ihres embryonalen Gewebes erschöpft ist.

Daß es aber die Knospe oft zu erstaunlicher Produktion bringen kann, konnte ich gleichfalls konstatieren. Ulianin (1884, S. 92) glaubt, daß die Zahl der von einer Geschlechtsurknospe abgegebenen Knospen 14—20 betrage. Ich fand ein Pflegtier von *D. denticulatum*, welches 35 Geschlechtsknospen am Ventralauswuchs trug (Taf. XVIII, Fig. 1). Dabei machte die Geschlechtsurknospe noch absolut nicht den Eindruck, als ob sie am Ende ihrer Leistungsfähigkeit angekommen wäre, weshalb wir Grund zu der Annahme haben, daß die Zahl der Knospen, welche eine Geschlechtsurknospe dieser großen Formen überhaupt abzugeben im stande ist, noch weit höher sein dürfte. In Anbetracht der großen Zahl zeigten die ältesten Sprossen eine auffällig niedrige Ausbildungsstufe, was darauf hindeutet, daß das Tempo der Abschnürung ein äußerst lebhaftes war. Leider fand ich, wie einleitend bemerkt wurde, unter den vielen Hunderten von Pflegtieren von *D. denticulatum*, welche die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutet hatte, nicht ein einziges, das entwickeltere Geschlechtssprossen neben jüngeren am Ventralauswuchs getragen hätte. Ich isolierte solche mechanisch losgerissene Knospen nur aus den Kiemenspalten ausgebildeter Geschlechts- und Pflegtiere. Somit bin ich nicht in der Lage, angeben zu können, wieviel Sprossen etwa den Auswuchs dieser Form bewohnen, wenn das älteste Geschlechtstier wegzuschwimmen im stande ist.

Bevor die Loslösung der Geschlechtssprossen von dem Ventralauswuchse des Pflegtieres erfolgt, zieht sich der Stiel der ersteren derart aus, daß seine Länge der des jungen Geschlechtstieres nicht nur gleichkommt, sondern bisweilen diese sogar übertrifft (Taf. XVII, Fig. 3). Die jungen Geschlechtstiere werden vom Pflegtier hinter diesem her durch das Wasser geschleppt, wie das Boot am Schiff. Der 7. Muskelreifen, der bekanntlich in den Stiel des Geschlechtssprossen einstrahlt, durchzieht ihn kontinuierlich der ganzen Länge nach. Wie sich nun die Loslösung der Geschlechtssprossen selbst vollzieht, vermag ich nicht genau anzugeben, da ich lebende Pflegtiere mit Sprossen, die so weit entwickelt gewesen wären, nicht gesehen habe, auf Grund des konservierten Materials aber eine sichere Entscheidung schwer zu fällen ist.

Ich besaß zahlreiche junge Geschlechtstiere, die noch mit dem mächtig verlängerten Stiele ausgestattet waren. Aeltere tragen ihn bekanntlich nicht mehr, woraus folgt, daß er zu einer Zeit abgeworfen wird, und zwar dort, wo der 7. Muskelreifen, der zu dieser Zeit hier offen ist, in den Stiel einstrahlt. Der Zusammenschluß der beiden freien Enden desselben erfolgt unmittelbar darauf. Es läßt sich aber diese Stelle auch am ausgebildeten Geschlechtstier zeitlebens noch daran erkennen, daß der Muskelreifen hier etwas nach hinten ausbiegt. Ob nun das junge Geschlechtstier dadurch frei wird, daß der verlängerte Stiel sich von ihm abschnürt oder an seinem entgegengesetzten Ende sich mit der „Sohle" vom Ventralauswuchs des Pflegtieres loslöst und hierauf erst vom Geschlechtstiere abgeworfen wird, darüber läßt uns das konservierte Material im Zweifel; denn es wäre ja möglich, daß die jungen isolierten Pflegtiere, welche den Stiel noch besitzen, sich nicht normal losgelöst hätten, sondern losgerissen worden wären. Allein wenn wir bedenken, daß ja auch die Pflegtiere normalerweise so vom Rückenauswuchs der Amme abkommen, daß der Zusammenhang in der „Sohle" zwischen den hohen Zellen des Rückenauswuchses einerseits und denen des Stieles andererseits gelöst wird, so dürfte es wohl in hohem Grade wahrscheinlich sein, daß auch die Geschlechtstiere vom Ventralauswuchse des Pflegtieres auf diese Weise sich ablösen, wenn sie zu selbständiger Ortsbewegung und Ernährung fähig sind, und also sekundär den anhängenden Stiel als nunmehr unnütz gewordene Bildung abwerfen.

Ich darf vielleicht, um auch auf die Produktionsfähigkeit anderer *Doliolum*-Formen einen Blick zu werfen, noch einige Angaben bezüglich der Zahl der abgeschnürten Geschlechtssprossen hinzufügen, die der Untersuchung der in Rede stehenden Verhältnisse an anderen Species entnommen sind. Pflegtiere von *D. denticulatum* mit 20—25 Geschlechtsknospen, von denen immer die ältesten erst eine recht minimale Größe erreicht hatten, zählen unter dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition nicht zu den Seltenheiten. Bei alten Pflegtieren von *D. Gegenbauri* fand ich ähnliche Zahlen vor. In einem Falle traf ich 26 Geschlechtsknospen (Taf. XVIII, Fig. 3), öfter aber 20—23. Die ältesten Pflegtiere, die dem Ende eines Dorsalauswuchses einer der großen Ammen von *D. Gegenbauri* aufsaßen, trugen bereits 11 Geschlechtsknospen. Es dürfte derjenige für seine Mühe reichlich belohnt werden, der sich einen Ueberschlag machen wollte, wieviel Nachkommen eine jener großen Ammen während ihres Lebens wohl zu erzeugen im stande ist. Das Heer der Knospen und Sprossen auf einem 18 cm langen Rückenfortsatze zählt allein nach vielen Hunderten, übersteigt die Zahl 1000 sicher ganz beträchtlich. Wenn dann die meisten der Pflegtiere noch befähigt sind, etwa nur 15 Geschlechtstiere

(in Wirklichkeit aber wahrscheinlich das Doppelte) hervorzubringen, so bekommt man eine Vorstellung von der erstaunlichen Produktion dieser Tiere. Und wenn ich dem noch hinzufüge, daß ich in dem Ovar eines ausgebildeten Geschlechtstieres von *D. denticulatum* 18 größere und kleinere Eier gleichzeitig, im Eierstock anderer Tiere dieser Form öfter 10—15 beobachtete, dann darf es uns nicht mehr wundernehmen, wenn, vielleicht durch die Strömung zusammengetrieben, gelegentlich ungeheure *Doliolum*-Schwärme auftauchen, von denen die Vertikalnetze, welche in sie hineingeraten, viele Tausende von Individuen, alle derselben Species angehörig, heraufbringen. Kleinere Formen, wie z. B. *D. Mülleri*, scheinen in der Knospenproduktion hinter den größeren Arten zurückzubleiben. Immerhin fand ich ein Pflegtier dieser Species mit 24 Geschlechtsknospen (Taf. XVIII, Fig. 4), von dem nahe verwandten *D. Krohni* ein solches mit 21 Knospen. Die Durchschnittszahl der gleichzeitig am Ventralauswuchs fixierten Geschlechtsknospen ist allerdings kleiner als bei größeren Formen. Außerdem waren die ältesten Sprossen unverhältnismäßig weiter entwickelt, als die bei größeren Formen, obschon dort ihre Anzahl bedeutend höher steigt. Der Grund liegt in dem langsameren Tempo der Abschnürung. In letzter Linie dürfte es die Nahrungszufuhr zur Geschlechtsurknospe sein, welche diese Unterschiede bedingt. Größere Formen, mit kräftiger Muskulatur ausgestattet, durchmessen, Nahrung aufnehmend, in derselben Zeit eine größere Wassermasse als kleinere, weniger muskelkräftige. Dann steht der Urknospe und der Schar ihrer Sprößlinge dort jederzeit eine reichere Kost zur Verfügung als hier. Und schließlich muß die Produktion auch mit der Muskelkraft des Muttertieres rechnen; denn es bedeutet sicher ein Plus an Körpergewicht und Widerstand bei der Fortbewegung, wenn der größte Teil jener stattlichen Knospenschar großer *Doliolum*-Formen zu entwickelten Sprossen sich ausgebildet hat, ohne selbst aber schon lokomotionsfähig geworden zu sein. Führte doch bei der Amme dieser Umstand zur Ausbildung eines 9. Muskelreifens und zu der enormen Verbreiterung der Muskelbinden in ihrem Alter.

Auf eins möchte ich in diesem Zusammenhange noch zu sprechen kommen. Aus dem über die Besiedelung des Ventralauswuchses eines Pflegtieres Gesagten geht hervor, daß auch die abgeschnürten Geschlechtsknospen kurze Wanderungen bis zu ihrer definitiven Festsetzung vollführen. Während dieser Zeit vollzieht sich ihre gesetzmäßige Orientierung. Dieses Wandern ist natürlich ebensowenig ein aktives wie das der Knospen auf dem Dorsalauswuchse der Amme, sondern es wird von den Phorocyten besorgt. Nun wissen wir, daß im günstigsten Falle 4, allerhöchstens 5 Trägerzellen es sind, welche die Geschlechtsurknospe auf den Stiel der Medianknospe schleppen. Schnitte durch die Knospenschar des ventralen Auswuchses eines erwachsenen Pflegtieres, sie mögen geführt sein wie sie wollen, belehren uns aber, daß eine ganz erstaunliche Anzahl Phorocyten hier bei der Arbeit war. Schnitte, welche parallel der Längsachse der wurstförmigen Urknospe geführt waren und ihre Unterfläche getroffen haben, mit welcher sie dem Ventralauswuchs aufsitzt, zeigen, daß diese geradezu mit Phorocyten wie gepflastert erscheint (Taf. XVI, Fig. 7). Ebenso treffen wir am Grunde der bereits fixierten jungen Geschlechtsknospen zahlreiche Trägerzellen, offenbar „außer Dienst" an, abgesehen von zahlreichen anderen, welche mit stark verlängerten, äußerst intensiv färbbaren Kernen den Knospen selbst ansitzen und jede einzelne wie mit einem dunklen Trauerrande umziehen. Es muß also seit der Fixierung der Geschlechtsurknospe eine außerordentlich starke Vermehrung der Phorocyten stattgefunden haben,

und wir dürfen vielleicht vermuten, daß das Abschnüren einer Geschlechtsknospe jeweils den Anstoß zur Bildung neuer Phorocyten giebt; denn wir können beobachten, daß, sobald eine Ringfurche am spitzeren Pol der Urknospe aufzutreten beginnt, auch schon Phorocyten in sie hineindrängen, um nach Lostrennung eiligst das Transportgeschäft zu übernehmen. Diese Beobachtung steht in Uebereinstimmung mit der Thatsache der Vermehrung von Phorocyten, sobald ein auf der Wanderung am Ammenkörper befindliches Teilstück des ventralen Stolo prolifer sich zur Fixierung anschickt. Daß die vermehrten Phorocyten von ihresgleichen abstammen, dürfte zweifellos sein. Ich konnte öfter an den länglichen Kernen der Trägerzellen, namentlich bei solchen am Ventralauswuchs, biscuitförmige Einschnürungen nachweisen, die es mir wenigstens wahrscheinlich machen, daß die enorme Vermehrung der amöboiden Zellen auf amitotischem Wege geschieht. Kernspindeln habe ich nie beobachtet (Taf. XVI, Fig. 8).

Die Fixierung der Knospen.

Wenn wir uns nun dem Akte des Festsetzens selbst zuwenden, so sei zunächst bemerkt, daß dasselbe sowohl bei den Knospen des Dorsalauswuchses der Amme, als auch bei denen auf dem Stiele des Pflegtieres in gleicher Weise verläuft. Schon GROBBEN (1882) war es bekannt, daß eine fixierte Knospe in keinem organischen Zusammenhange mit ihrer Unterfläche steht. Es erklärt sich dieses Verhalten eben aus der von ULIANIN entdeckten wichtigen Thatsache, daß der Rückenauswuchs der Amme, ebensowenig wie der Ventralfortsatz des Pflegtieres, „Keimstöcke", echte Stolonen sind, welche die auf ihnen sitzenden Knospen produziert hätten. Inzwischen sind ja von BARROIS (1885) für die Knospen von *Anchinia* und von KOROTNEFF (1891) für die von *Dolchinia* die analogen Erscheinungen nachgewiesen worden.

Von ULIANIN (1884, S. 92) sind die Vorgänge, welche sich beim Fixieren der Knospen auf ihrer Unterfläche abspielen, so treffend geschildert worden, daß ich mir vielleicht gestatten darf, sie mit seinen eigenen Worten wiederzugeben: „Der dorsale Körperauswuchs der Amme bietet, wie oben gezeigt wurde, auf seiner Dorsalseite einen Nährboden, der aus hohen, lebensvollen Zellen besteht; an diese von Plasma erfüllten Epidermiszellen der dorsalen Seite des Rückenauswuchses legen sich die ebenso gestalteten Zellen der Knospe an. Vermittelst dieser zwei umgebildeten Stellen, der Epidermis der Knospe einerseits und des dorsalen Auswuchses der Amme andererseits, wird die Ernährung der Knospe auf endosmotischem Wege ermöglicht. Ebensolche Verhältnisse finden sich auch zwischen den Knospen, die zu Geschlechtstieren sich ausbilden, und dem Pflegtiere. Der ventrale Körperauswuchs des Pflegtieres ist, ebenso wie die Rückenseite des dorsalen Körperauswuchses der Amme, an seiner Vorderseite durch eine Epidermis begrenzt, die aus hohen, von Plasma erfüllten Zellen besteht und die Rolle eines Nährbodens spielt. Die Knospen, die sich von der am Pflegtiere sich findenden Urknospe abschnüren, entwickeln auch auf einer Stelle der sie überkleidenden Epidermis eine Sohle, die dem Nährboden des ventralen Körperauswuches des Pflegtieres sich anlegt. Diese zwei sich berührenden Stellen der Epidermis ermöglichen auch hier den Wechsel der Ernährungsstoffe zwischen Pflegtier und der auf seinem Körper sitzenden Knospen."

Nur eins würde ergänzend nachzutragen sein, was Korotneff (1904) bereits gethan hat: „Nach der Fixierung sieht man den Kern der Phorocyten an der Fixationsstelle zwischen dem Epithel der Sohle und dem Boden liegen (Taf. XVI, Fig. 5). Er verlängert sich, färbt sich stark und schwindet endlich ganz.“ Ganz Analoges wurde wiederum auch für *Anchinia* und *Dolchinia* nachgewiesen.

Die Ernährung der Knospen.

Wir haben zum Schluß noch mit einigen Worten die Frage nach den Ernährungsverhältnissen der alten Amme zu berühren. Während die Autoren seit Gegenbaur darin einig sind, daß die Ernährung der Knospen mittels der hohen Epithelzellen, denen jede aufsitzt, auf endosmotischem Wege vor sich gehe, wird die herrschende Auffassung über die Ernährung der alten Amme, welche bekanntlich des gesamten Ernährungsapparates verlustig geht, neuerdings nicht mehr allgemein anerkannt. Es war Fol (1876) zuerst, welcher in seiner klassischen Abhandlung „Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten“ überzeugend die Ansicht aussprach, daß die Lateralsprossen „bloße Ernährungsindividuen des ganzen Tierstocks“ seien (S. 237). Auch Grobben (1882) betrachtet die Lateralsprossen als eine Individuenform, „die ausschließlich der Respiration und Ernährung vorsteht“. Beiden schließt sich auch Ulianin (1884) an. Korotneff (1904) dagegen nimmt die Lateralsprossen von *Dolchinia* nur als Respirationstiere in Anspruch und meint, daß, wenn man die Lateralsprossen von *Doliolum* als Ernährungstiere betrachten wolle, das Gleiche dann auch für die Pflegtiere gelten müsse, weil besondere Ernährungsbahnen zwischen Lateralsprossen und Muttertier nicht vorhanden, vielmehr die Zellen der Fußsohle ebenso auch zwischen Pflegtieren und Amme gebildet seien. Wenn Korotneff auch mit dieser Bemerkung, welche sich auf die Ausbildung der Fußsohle bezieht, vollkommen recht hat, so muß man ihm doch entgegenhalten, was in dieser Hinsicht Fol (1876, S. 237) bereits treffend bemerkt: „Daß keine offene Kommunikation zwischen den Blutbehältern der (Lateral-)Sprosse und des Muttertiers besteht, kann dieser Auffassungsweise keinen Eintrag thun, denn ebensowohl wie die junge Sprosse aus der noch mit ihren Ernährungswerkzeugen ausgestatteten Mutter die zum Wachsen nötigen Nahrungssäfte bezog, ebenso können später die Säfte in umgekehrter Richtung von der Sprosse zum Schwimmtier hinübertreten.“ So überzeugend auch die zahlreichen Gründe für die Deutung der Lateralsprossen als Ernährungs- und Respirationstiere sind — Ulianin (1884) führt deren fünf an — so muß doch eines auffällig erscheinen. Wenn Grobben (1882) berichtet, daß die reifen Lateralsprossen leicht abgestoßen werden, und daß dann, was auch Fol (1876) beobachtete, zugleich die Ammen abzusterben beginnen, so kann ich ihm darin beistimmen, wenigstens insoweit, als es sich dabei um Ammen in der Gefangenschaft handelt. Wenn aber die Amme der Lateralsprossen, ihrer Ernährer, so nötig bedarf und ohne sie samt ihrer Nachkommenschaft dem Untergange geweiht ist, so ist es schwer verständlich, warum jene Formen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung dem Rückenauswuchse nicht fester eingefügt wurden.

Jedenfalls läßt ein Blick auf einen mit Sprossen so überreich besetzten Rückenauswuchs einer Amme von *D. Gegenbauri* ahnen, welch eine gewaltige Menge Nahrungsstoffe dazu gehört, um jenen Hunderten von Knospen eine Ausgliederung zu ermöglichen. Daß aber eine

Kolonie von Sprossen sich selbst erhalten kann, dürften die freischwimmenden *Anchinia*- und *Dolchinia*-Stöcke lehren. Wenn dann wirklich nur den Lateralsprossen die Ernährung der *Doliolum*-Kolonie zufällt, und die Amme nur das Lokomotionsorgan abgiebt, wäre es merkwürdig, wenn nicht auch bei *Doliolum* die Loslösung von großen Stücken des Rückenauswuchses normalerweise erfolgen sollte, vorausgesetzt, daß die Trennung der *Anchinia*- und *Dolchinia*-Kolonien von der hypothetischen Amme normal ist, wofür allerdings die Lebensfähigkeit der Stöcke spricht. Die große Menge der ausgebildeten Pflegtiere auf einem entwickelten (losgelösten) Rückenfortsatze dürfte wohl im stande sein, die Kolonie fortzubewegen, wozu die Lateralsprossen wegen ihrer geringen Muskelentwickelung allein nicht fähig sein würden. Ich möchte hierzu eine Beobachtung, die ich einige Male machte, anfügen, daß sich nämlich sämtliche entwickelte Tiere des Dorsalauswuchses einer Amme von *D. Gegenbauri* völlig synchron kontrahierten.

Jedenfalls sind es noch eine ganze Reihe schwieriger Fragen, welche ihrer Lösung harren. Zu ihnen gehört vielleicht auch die nach dem Schicksal der Phorocyten. Sollten sie, die zu Hunderten um fixierte Knospen herumliegen, ohne Bedeutung für den Haushalt der Kolonien sein, nachdem sie ihr Transportgeschäft verrichtet haben? Oder dient vielleicht das in ihnen aufgespeicherte Material noch mit zur Ernährung der Knospen? Sehr auffällig ist in dieser Hinsicht das Verhalten von Phorocyten auf den *Anchinia*-Kolonien, wo sie nach den Beobachtungen von BARROIS (1885) in die Kloake und den Magen von Knospen einwanderten.

Weiterhin ist es vor allem die Frage, auf welchen Bedingungen im letzten Grunde die polymorphe Ausbildung der Knospen beruht, die alle Abkömmlinge desselben Organs sind und auf dem gleichen Nährboden sich entwickeln. Mir fiel eine in dieser Beziehung interessante Abnormität in die Hände. Unter den von der Deutschen Tiefsee-Expedition erbeuteten alten Ammen von *D. denticulatum* fand ich ein Exemplar, auf dessen Dorsalauswuchse an Stelle der geschlechtslosen Medianknospen Sprossen saßen, welche sich durch enorm entwickelte Geschlechtsanlagen auszeichneten (Taf. XVII, Fig. 5). Sie waren um so mächtiger ausgebildet, je jünger die Knospen waren, so daß die übrigen Organanlagen nur zu relativ geringer Entfaltung hatten gelangen können (Taf. XVII, Fig. 4). Außerdem saßen den älteren dieser Knospen keine Geschlechtsurknospen an, welche normalen Mediansprossen auf der gleichen Entwickelungsstufe nicht gefehlt haben würden. Leider waren, wie auf allen kleineren Ammenformen, entwickeltere Sprossen nicht vorhanden. Es ist darum nicht möglich, zu sagen, ob diese Knospen einmal als völlig normale Geschlechtstiere den Rückenauswuchs der Amme verlassen haben würden. Es dürfte aber die seltene Erscheinung als „Rückschlag“ auf frühere phylogenetische Verhältnisse einiges Interesse beanspruchen.

Indem ich damit die Besprechung der Amme als Erzeugerin und Trägerin der polymorphen Geschlechtsgeneration zum Abschluß bringe, möchte ich hervorheben, daß es mich mit Genugthuung erfüllt, daß ich durch die in diesem Kapitel mitgeteilten Beobachtungen das wichtigste Ergebnis der ULIANIN'schen Forschung bestätigen durfte: „Die von der Amme auf ungeschlechtlichem Wege abstammende Generation ist eine polymorphe, aus drei verschiedenen Formen bestehende. Eine von diesen drei Formen ist das vollkommen entwickelte Geschlechtstier, während die zwei anderen zeitlebens geschlechtlich unentwickelt bleiben.“

III. Die Knospen.

Es braucht wohl kaum noch hervorgehoben zu werden, daß alle Knospen, als Teilstücke des ventralen Stolo prolifer der Amme, ursprünglich die gleiche Zusammensetzung aus den von der Epidermis umhüllten 7 Längssträngen desselben besitzen müssen, mögen sie nun Teilstücke des Stolos als solche, wie die Lateral- und Medianknospen, oder wiederum abgeschnürte Stücke einer fixierten Wanderknospe sein, wie die Geschlechtsknospen. Wenn während der Wanderung des wurstförmigen Stoloteilstückes die 7 Stränge parallel zur Längsachse des Muttertieres gerichtet sind, so wurde schon ausgeführt (S. 152 ff. und 163), daß bis zum Moment der Fixierung alle Knospen von den Phorocyten so gedreht werden, daß nach diesem Akte die 7 Zellwülste senkrecht zu ihrer früheren Orientierung und somit zu der Längsachse des Muttertieres gerichtet erscheinen. Solange ein Teilstück des Stolos in wurstförmiger Gestalt wandert, werden wir uns die 7 Stränge durch seine ganze Länge hindurch, parallel zu einander, verlaufend zu denken haben. Mit jenem Aufrichten des Teilstückes vor dem Festsetzen vollzieht sich äußerlich aber nicht nur die bereits betonte Abrundung, sondern auch schon eine teilweise Verlagerung der Zellstränge, die eben nunmehr in jener köpfchenförmigen Gestalt zum Ausdruck kommt.

Untersuchen wir die jüngsten, eben fixierten Knospen, so ist niemals mehr ein paralleler, kontinuierlicher Verlauf der Stränge wahrzunehmen, sondern es herrschen vielmehr bereits bestimmt veränderte Lagebeziehungen vor, deren schon Ulianin (1884, S. 93) gedenkt, wenn er schreibt: „Die Nervensystemanlage liegt schon nicht mehr wie früher auf der der Anheftungsstelle der Knospe entgegengesetzten Seite, sondern ist stets auf eine Seite der verlängerten Knospe geschoben.“ Allein er hat dabei das eben geschilderte senkrechte Aufrichten der Wanderknospen vor der Fixierung übersehen, aus welchem von selbst diese Stellung des Nervenstranges resultiert. Eine derartige Umlagerung in einer bereits fixierten Knospe findet nicht statt.

Wir finden in jedem Falle nach außen gewendet die großzellige Nervenmasse, wie im Stolo durch ihre Ausdehnung imponierend und nach dem Gesagten natürlich senkrecht zur Unterfläche verstreichend. Am freien Pole (dem Mundpole) treffen wir sie zwar in allen sehr jungen Knospen unmittelbar unter der Epidermis an, sie dringt sogar hier etwas nach der Ventralseite vor (Taf. XX, Fig. 1, 2 *na*), am entgegengesetzten Ende aber erreicht sie die Sohle nur noch in Lateral- und Medianknospen, in den Geschlechtsknospen dagegen ist sie hier durch die ansehnliche, unpaare Geschlechtsanlage verdrängt (Taf. XX, Fig. 1 *ga*). Diese ihrerseits ist aus der Verschmelzung der beiden pharyngealen Lappen des Stolos hervorgegangen (Taf. XVI, Fig. 2—6 *phs*), die nur durch den dünnen Herzstrang (*hzs*) voneinander getrennt waren. Da beide Zellgruppen sich aber gleichfalls kontinuierlich durch die ganze Länge der Wanderknospe erstreckten, muß während des Aufrichtens der Knospe ihrer Verschmelzung zunächst ein Zusammensinken in den unteren, hinteren Knospenpol vorausgegangen sein. Nach vieler Mühe gelingt es, auf Querschnitten durch jüngste Geschlechtsknospen, die, eben von der Geschlechtsurknospe abgeschnürt, noch freibeweglich an ihrem definitiven Platze von den Phorocyten orientiert werden, sich von dieser Thatsache zu überzeugen. Es läßt sich zeigen, wie im hinteren (unteren)

Abschnitt der aufgerichteten Knospe seitlich noch 2 getrennte, großzellige Zellgruppen gelegen sind (Taf. XXI, Fig. 1 *ga*), welche tiefer im Knospengrunde bereits zusammengeflossen erscheinen (Taf. XXI, Fig. 4 *ga*). Wenn im Stolo die Zellen der getrennten Geschlechtsstränge durch nichts von denen der anliegenden zu unterscheiden waren, so zeichnen sich die meisten jetzt durch ansehnliche Größe und ferner dadurch aus, daß sie in lebhafter Teilung begriffen sind. In kürzester Zeit ist die völlige Vereinigung zu einer länglichen, den Knospengrund einnehmenden Geschlechtsanlage vollzogen; handelt es sich doch in den jüngsten Knospen um äußerst minimale Ausdehnungen, wo die Lageveränderung einer einzigen Zelle unter Umständen die Trennung, Vereinigung oder Verdrängung von Zellgruppen bewirken kann. Die Geschlechtszellen, untereinander schließlich völlig gleich, stehen an Größe und Chromatinreichtum denen der Nervensystemanlage nicht nach (Taf. XXI, Fig. 2, 3 *na*).

Dorsal von der Nervenmasse, hinten von der Geschlechtsanlage, ventral von Muskelzellen begrenzt, nimmt die Anlage der Pharyngealhöhle die mittlere Ventralseite der Knospe ein (Taf. XX, Fig. 1 *pha*). Sie zeigt also gegenüber dem centralen Strange im Stolo, aus dem sie hervorging, nur in den Geschlechtsknospen insofern eine Lageveränderung, als sie ebenso wie die Nervenmasse durch die ansehnliche Ausbildung der Geschlechtsanlage vom angehefteten, hinteren Knospenpole verdrängt wurde. Auf Querschnitten läßt sich bereits die beginnende Ausbildung eines spaltförmigen Lumens erkennen (Taf. XXI, Fig. 2, 3 *pha*). Es kommt einfach dadurch zu stande, daß der Verband zwischen den dorsalen, den ventral und seitlich gelegenen Zellen gelöst wird, worauf sie sich in einschichtiger Lage um den etwa halbmondförmigen Spalt gruppieren: der zentrale Zellstrang hat sich zur primitiven Pharyngealhöhle (inkl. Darmtraktus) differenziert.

In dem Zelllager endlich, von welchem die Pharyngealhöhle ventral umfaßt wird (Taf. XX, Fig. 1 *msa*), haben wir die Zellen der beiden Muskelstränge und wohl auch diejenigen zu erblicken, welche der vom Larvenherzen abstammenden Zellgruppe angehören. Ich konnte Muskelzellschichten auf diesen frühen Stadien nur hier nachweisen, aber nicht, wie ULIANIN, in Form von ovalen Scheiben (1884, S. 94, 98) an den Seiten der Knospe, zwischen Pharyngealhöhle und Nervenmasse einerseits und Epidermis andererseits, sondern fand die genannten Organe direkt dem Knospenektoderm anliegend (Taf. XXI, Fig. 2—4 *msa*). Welche Aufgabe dem Herzstrange (d. h. dem vom Larvenherzen abstammenden) zufällt, habe ich, wie schon oben hervorgehoben wurde, nicht erweisen können; vielleicht ist er bestimmt, Blutzellen zu bilden. Jedenfalls verdankt das Knospenherz nicht ihm seinen Ursprung, wie GROBBEN (1882, S. 45) und ULIANIN (1884, S. 63 und 93 ff.) wollen, da es, wie ich noch zu zeigen haben werde, aus der Pharyngealhöhle sich abschnürt. Auf diesen frühen Stadien ist thatsächlich von einer Herzanlage, wie sie ULIANIN (1884) z. B. Taf. XI, Fig. 2, und Taf. XII, Fig. 1 einzeichnet, keine Spur zu entdecken (Taf. XX, Fig. 1—3; Taf. XXI, Fig. 2—4).

Diese Organisation weisen, wenn wir von der Geschlechtsanlage absehen, auch die jüngsten Lateral- und Medianknospen auf (Taf. XX, Fig. 2); wir finden dorsal die etwa gurken- oder bohnenförmige Nervenmasse, darunter die centrale, ungegliederte Pharyngealhöhle, welche von der Muskelzellschicht ventral umfasst wird. Eine Herzanlage existiert natürlich auch in Lateral- und Medianknospen nicht. Dort aber, wo im Knospengrunde des jungen Geschlechtssprosses die längliche, großzellige Geschlechtsanlage ruht, treffen wir bei Median- und Lateralknospen eben-

falls schon auf den jüngsten Stadien in dünner Lage Zellen an (*msa*), welche in ihrem histologischen Charakter vollständig denen gleichen, die die Muskelzellschicht aufbauen (Taf. XXI, Fig. 11 *ga'*). Da, wie gesagt, das Lager viel weniger mächtig ist als die Geschlechtsanlage in den jungen Geschlechtsknospen, erscheint auch eine junge Lateral- oder Medianknospe nach ihrer Längsachse immer kürzer als eine gleichalterige Geschlechtsknospe (vergl. Taf. XX, Fig. 1 und 2). Ferner erreicht deshalb, wie oben erwähnt, in jenen Knospen die Nervensystemanlage die Sohle der Knospe, und ebenso erweist sich die Pharyngealhöhle dieser mehr genähert als in Geschlechtsknospen. Es kommt also, wie ich schon hier hervorheben möchte, in den Knospen, welche zu Lateral- und Mediansprossen werden, nicht zur Ausbildung einer unpaaren Geschlechtsanlage mit histologisch differenten Zellen; die histologische Umbildung der Zellen beider Geschlechtsstränge zu Genitalzellen unterbleibt in den genannten Knospen; wie vorausgreifend bemerkt sein soll, geben die Geschlechtsstränge hier 2 unregelmäßig begrenzte Haufen von Blutzellen, ohne aber vorher jemals eine kompakte, scharf umgrenzte Geschlechtsanlage aufgebaut zu haben. Es dürften also die Abbildungen Ulianin's (1884, Taf. XI, Fig. 2—5, Taf. XII, Fig. 5—7) von Lateral- und Mediansprossen insofern nicht der Wirklichkeit entsprechen, als er in allen jenen Fällen eine mit „*ga*" bezeichnete, scharf umschriebene Geschlechtsanlage darstellt, und zwar in den entwickelteren Lateralsprossen (Taf. XI, Fig. 4—6) außer den Blutzellenhaufen, welche die Zellen der Geschlechtsstränge thatsächlich aufbauen. Es wird sich Gelegenheit bieten, noch genauer darauf zurück zu kommen.

Wenn die Ausbildung der Organsysteme (mit Ausnahme der Geschlechtsanlage) in allen Knospen anfänglich völlig übereinstimmend verläuft, so schlägt die weitere Entwickelung sehr bald verschiedene Wege ein, welche zur Entstehung von Geschlechts- und Medianknospen einerseits und von Lateralsprossen andererseits hinführen. Die Ausgliederung der Organe in Geschlechts- und Medianknospen ist wieder bis auf die der Geschlechtsorgane so völlig übereinstimmend, daß das, was für Geschlechtsknospen gilt, auch bei Medianknospen sich verwirklicht findet.

Es dürfte daher vielleicht gerechtfertigt erscheinen, mit der Beschreibung der Geschlechtsknospen zu beginnen, wenn auch ihre Ausbildung an den Stielen der Mediansprossen, der „Pflegtiere", zeitlich der von Lateral- und Mediansprossen nachfolgt; denn einmal kommen in den Geschlechtsknospen alle im Stolo gelegenen Stränge zur Entwickelung, während eben die Geschlechtsanlage in Lateral- und Medianknospen nicht zur Ausbildung gelangt. Sodann machen die lateralen Knospen auf späteren Stadien eine Entwickelung durch, welche von der der beiden anderen Sproßarten (und auch von der Larvenentwickelung) beträchtlich abweicht und bekanntlich zu den eigentümlich löffelförmig gestalteten Lateralsprossen hinführt, so daß es nicht geboten sein dürfte, ihre Ausgliederung zuerst zu verfolgen.

Da bereits von Grobben (1882, S. 41 ff.), als auch von Ulianin (1884, S. 93 ff.) die Grundzüge der Knospenentwickelung gegeben worden sind, wird es sich für mich in diesem Abschnitt darum handeln, ihre Berichte womöglich zu ergänzen und vielleicht einzelne Punkte zu berichtigen. Es liegt auch hier nicht in meiner Absicht, histologischen Umbildungen bis ins Detail nachzugehen. Ich werde vielmehr nur die einzelnen Organe in ihrer Entwickelung verfolgen.

Die Geschlechtsknospen.

Das Nervensystem.

In den jüngsten Knospen (Taf. XX, Fig. 1—3 *na*) als ungegliederte, langgestreckte Zellmasse von etwa elliptischem Querschnitt (Taf. XXI, Fig. 2 *na*), der primitiven Pharyngealhöhle breit aufliegend, wird die Nervenmasse bei ihrer Weiterentwickelung von der Ausbildung jener insofern beeinflußt, als die dorsalen, flügelförmigen Divertikel der Pharyngealhöhle die ganglionäre Anlage von unten umwachsen und so an ihr einen Querschnitt herausmodellieren helfen, welcher jetzt eine verjüngte, stark nach unten vorspringende Ventralseite erkennen läßt (Taf. XXI, Fig. 5, 6). Mit ihrem Hinterende grenzt der Nervenstrang breit an die Geschlechtsanlage (Taf. XX, Fig. 1 *ga*), bezw. bei Mediansprossen direkt an die Sohle der Knospe (Taf. XX, Fig. 2, 3 *so*). Mit dem Vordringen der beiden Peribranchialröhren erfährt dieser hintere Abschnitt eine merkliche Verjüngung (Taf. XX, Fig. 4; Taf. XXI, Fig. 10), bis er schließlich, nachdem die paarigen Einstülpungen zur unpaaren Kloakalhöhle zusammengeflossen sind, und diese median vordringt, hier ganz verdrängt wird, worauf sich eine allmähliche hintere Abrundung der Nervenmasse vollzieht (Taf. XX, Fig. 5). Im mittleren Teile kommt es indessen zur Ausbildung der knopfförmigen Hypophysis (Taf. XX, Fig. 4 *hp*). Ganz wie beim Larvenhirn wuchern einige Zellen ventralwärts vor, die dorsale Wand der Pharyngealhöhle vor sich her treibend. Diese letztere dringt gleichzeitig vor der Hypophysis (der Mundöffnung genähert) stark gegen den vorderen Abschnitt der Nervenmasse vor, der sich darum verjüngt und schließlich zum Flimmerkanal auszieht (Taf. XX, Fig. 5 *fk*). Die Hypophysis setzt sich schärfer gegen ihre Umgebung ab, indem sie weiter ventral und zugleich gegen die Mundöffnung hin vorwächst. So sind die Umrisse der Nervensystemanlage ganz andere geworden (vergl. Taf. XX, Fig. 4 u. 5). Nach hinten völlig abgerundet, vorn zum Flimmerkanal ausgezogen, springt ihre Hauptmasse gegen das Knospeninnere vor. Hier am mittleren Abschnitte sitzt die Hypophysis, einem kunstvoll gedrehten Knaufe gleich und von der stark gedehnten, dorsalen Pharyngealwand wie von einem Säckchen umhüllt (Taf. XXI, Fig. 18 *hp*). Es hat die Nervenmasse nicht mehr wie ehedem (Taf. XX, Fig. 1—4) ihre größte Ausdehnung in der Längserstreckung der Knospe, sondern sie erscheint nahezu kugelig abgerundet, infolge der mächtigen Entfaltung der Kloakalhöhle aus dem hinteren Knospenabschnitt völlig verdrängt und dem Mundpol wesentlich genähert (Taf. XX, Fig. 5, 6). Ich konnte mich auch hier am Ganglion der Knospe ebenso wie bei dem der Larve nicht von einem Nervus branchialis überzeugen, welcher nach ULIANIN (1884, S. 33, 95) im Gegensatz zu den übrigen peripheren Nerven eine direkte Verjüngung des hinteren Abschnittes der Nervenmasse darstellen soll. Soviel ich habe sehen können, erscheint dieser hintere Teil völlig abgerundet; der Kiemennerv aber entsteht wie alle übrigen Nerven sekundär durch Auswachsen aus dem Ganglion.

Die ersten peripheren Nerven lassen sich wie an den Larven, so auch an den Knospen sehr früh nachweisen. Nachdem die Nervenmasse ihre hintere Abrundung erfahren und nach Ausbildung der Hypophysis die charakteristischen Umrisse erhalten hat, sehen wir bereits von ihrem Hinterende einen feinen, noch unverzweigten Nervenast nach der Sohle hinziehen (Taf. XX, Fig. 5). Es ist der Hauptstamm des 3. (hinteren) Nervenpaares, welcher sowohl bei Geschlechts-

und Medianknospen, als auch bei Lateralsprossen zuerst auftritt, um den Stiel zu innervieren, im Gegensatz zu den Larven, wo er viel später an den Sphincter der Egestionsöffnung herantritt.

Ist es schon bedeutungsvoll, daß in der Knospe überhaupt zuerst die Innervierung des Fußes vollzogen wird, mit dem sie bekanntlich auf ihrer Unterlage festsitzt, so muß es noch mehr überraschen, wenn wir nur bei den Mediansprossen diesen Nervenast in 2 großen Zellen enden sehen, welche, nachdem sie aus dem Verbande des hohen Epithels der Sohle herausgetreten, präformierte Sinneszellen darstellen, und zwar zu einer Zeit, wo an der übrigen Knospenoberfläche weder Nerven noch Sinneszellen angelegt erscheinen. Wir dürfen wohl vermuten, daß diese frühzeitige nervöse Ausstattung des Stieles mit seiner Aufgabe als Träger der zur Zeit bereits fixierten Geschlechtsurknospe und seiner Besiedelung mit Geschlechtssprossen in nahem Zusammenhang steht (Taf. XX, Fig. 7, 8).

Zu diesem Nervenaste gesellt sich sehr bald der 1. (vordere) paarige Nerv (Taf. XX, Fig. 5, 6), den ich bei Larven zuerst nachweisen konnte. Sein vorderer Zweig begiebt sich zu der breiten Muskelbinde, welche die Mundöffnung umkreist, während der hintere Ast am 3. Muskelreifen bis in die Höhe des Endostyls nach abwärts zieht, um, allerdings erst später, in einer Gruppe von 2 Sinneszellen zu enden (Taf. XX, Fig. 7, 8). Nachdem das 2. paarige Nervenästchen hinzugekommen ist, lassen sich schließlich (bei *D. denticulatum* und *D. Gegenbauri*) zwei getrennte Nerven nachweisen, welche abwärts zur Kieme ziehen.

Inzwischen haben der 3. und 1. paarige Nerv reiche Verzweigungen erfahren, die für die peripheren Nerven des ausgebildeten Tieres charakteristisch sind. Viele der Aeste enden in konstanten Gruppen von Sinneszellen. Zuletzt gelangt, wie es scheint, ähnlich wie bei Larven, der vorderee unpaare Nerv zur Ausbildung, und mit ihm die beiden feinen Stränge, welche eine Strecke parallel mit ihm verlaufen und die Flimmerbänder innervieren. Jedenfalls ist ein Geschlechts- oder Mediansproß, bevor er den mütterlichen Boden verläßt, im vollständigen Besitz eines ausgebildeten Nervensystems.

Wenn von den Sinneszellen am Larvenkörper gesagt wurde, daß sie sich außerordentlich früh aus dem Epithel differenzieren, jedoch erst relativ sehr spät ihre definitive histologische Ausbildung — den hufeisenförmigen Kern, die Vakuole und den Sinnesfaden — erhalten, so gilt dies in gleicher Weise auch für die Sinneszellen der Knospen. Bezüglich des feineren Baues der Sinneszelle erlaube ich mir auf die eingehenden Untersuchungen von Grobben (1882, S. 11 und 12) und Ulianin (1884, S. 35 ff.) hinzuweisen.

Die Pharyngealhöhle.

Wir hatten die Pharyngealhöhle in den jüngsten Knospen (Taf. XX, Fig. 1 *pha*) als ungegliederten, länglichen Zellkomplex kennen gelernt, welcher dorsal von der Nervenmasse, hinten von der Geschlechtsanlage und ventral von der Muskelzellschicht begrenzt wird. Mittlere Querschnitte durch unlängst fixierte Knospen (Taf. XXI, Fig. 2, 3), welche diese Lagebeziehungen deutlich erkennen lassen, zeigen auch, daß das Organ bereits mit einem spaltförmigen Lumen ausgestattet ist. Nunmehr setzt nach allen Richtungen des Raumes die Ausgliederung ein. Sie hebt zunächst damit an, daß dorsal jederseits zwischen Nervensystemanlage und Epidermis zwei

Divertikel vordringen (Taf. XXI, Fig. 5 *phd*). Ventral beginnen längs der Medianlinie die Zellen stark in die Länge zu wachsen, so daß diese mediane Partie bald kielförmig vorspringt (Taf. XXI, Fig. 5 *end*); es ist die Anlage der Endostylrinne. Nach hinten dringt gleichfalls ein mit engem Lumen ausgestatteter Zellpfropf median gegen die Geschlechtsanlage vor (Taf. XX, Fig. 4 *mg*).: die Anlage des Verdauungstraktus. Endlich zwischen dem Hinterende der primitiven Endostylrinne und der nach hinten gerichteten Zellwucherung sehen wir eine kleine Ausstülpung hervortreten (Taf. XX, Fig. 4 *hz*), deren Zellen central sehr bald auseinanderweichen, um ein winziges Lumen einzuschließen; es ist das primitive Herzbläschen, eine Aussackung der Ventralwand der jungen Pharyngealhöhle. Wiederum Querschnitte (Taf. XXI, Fig. 4—8) lassen deutlich sowohl die beiden dorsalen Flügel (*phd*) als auch ventral die mediane Rinne (*end*), ebenso wie die rundliche Anlage des Darmtraktus (*mg*) erkennen.

Es ist somit bereits die Differenzierung der Pharyngealhöhlenanlage in 2 Abschnitte vollzogen. Der vordere, die eigentliche Pharyngealhöhle mit dem Endostyl, dient der Nahrungsaufnahme und mittels der Kiemenspalten, welche diesen eigentlichen „Vorderdarm" mit der Kloakalhöhle verbinden, der Respiration. Der hintere repräsentiert den verdauenden Abschnitt. Im weiteren Verlaufe der Entwickelung wird vornehmlich der (hintere) Darmabschnitt durch das Vordringen der peribranchialen Taschen (*pr*) beeinflußt. Nicht nur, daß ganz ebenso wie in der Larvenentwickelung das ursprüngliche Lumen desselben unter ihrem Drucke für kurze Zeit verschwindet, sondern es dürften die Peribranchialsäcke auch wesentlich jenen vorderen verjüngten Teil des bis dahin ungegliederten Darmabschnittes herausmodellieren helfen, der später zum Oesophagus wird (Taf. XX, Fig. 6 *oes*). Jederseits dieses verengten Schlundabschnittes wulstet sich, wiederum wie bei Larven, die Hinterwand der Pharyngealhöhle vor, um sich den beiden ventral gerichteten Peribranchialrohren zur späteren Kiemenspaltenbildung fest anzulegen (Taf. XX, Fig. 5, 9 *kr*). Der voluminöse hintere Darmabschnitt, der spätere Magen, treibt nun bald nach hinten eine Ausstülpung, welche weiterhin nach rechts hinüberbiegt: den späteren Enddarm (Taf. XX, Fig. 6 *ed*). Bald darauf bricht dicht oberhalb der ersten Aussackung eine zweite aus dem Magen hervor, welche der darmumspinnenden Drüse, dem „röhrenförmigen Organ", seine Entstehung giebt (Taf. XXI, Fig. 21 *dr*).

Um nun zu den Veränderungen des vorderen, pharyngealen Abschnittes zurückzukehren, so sei noch erwähnt, daß das Herzbläschen sich bald von dem ventralen Teil der hinteren Pharyngealhöhlenwand abschnürt (Taf. XX, Fig. 5, 6 *hz*) und hier, zwischen dem Hinterende des Endostyls und dem Magen in der Leibeshöhle gelegen, seine Weiterentwickelung durchmacht, auf welche noch eingegangen werden soll. Je mehr das Epithel der pharyngealen Wände sich abflacht, um so mächtiger wachsen die Zellen der Endostylrinne heran, wodurch letztere schärfer als zuvor von dem eigentlichen Pharyngealraum abgesetzt erscheint (Taf. XXI, Fig. 19). Inzwischen wird auch die Einstülpung der ektodermalen Mundbucht und ihre Verlötung mit der Vorderwand der Pharyngealhöhle vollzogen. Nicht lange danach öffnet sich die Flimmergrube, bereits mit Flimmerhärchen ausgestattet, in den Vorderdarm. Zu ihr ziehen vom Vorderende der Endostylrinne zwei Leisten von hohen Epithelzellen, die jedoch erst später Flimmern erhalten. Sie geben die beiden Flimmerbänder ab (Taf. XX, Fig. 6, 10 *fb*). Ebenso wie hier hat auch ein Zellstreifen der hinteren Pharyngealhöhle, zwischen dem Endabschnitt des Endostyls und dem Oesophagus, an der Verflachung, welche die übrigen Epithelzellen der pha-

ryngealen Wände eingingen, nicht teilgenommen. Er stellt später die bewimperte Mundrinne des ausgebildeten Tieres dar, welche bekanntlich den Oesophagus umkreist und auf seiner Ventralfläche in den Magen eintritt (Taf. XX, Fig. 6—8, 10 *mr*).

Wie oben S. 131 ff. ausgeführt wurde, ist die Pharyngealhöhle der *Doliolum*-Knospen inkl. ihrer Ausstülpungen, Darmtraktus und Herz, ektodermaler Abstammung; denn ihre Anlage im Stolo ist aus der Verschmelzung der hinteren Kloakallappen des Muttertieres (der Larve bezw. Amme) hervorgegangen. Diese Entstehung und somit dieselbe Keimblattnatur teilt sie, soweit bekannt, nur mit dem Kiemendarm der *Botryllus*- und Polystyelidenknospen, da der Kiemendarm aller übrigen Tunicatenknospen dem inneren Keimblatte entstammt. Wollten wir uns angesichts dieser Thatsachen auf einen Standpunkt stellen, welcher für die Beurteilung der Homologie eines Organs ausschließlich ihre Genese aus demselben Keimblatt in Anspruch nähme, so würden wir beispielsweise nicht berechtigt sein, die Pharyngealhöhle der *Doliolum*-Knospen mit dem Kiemendarme sämtlicher anderer Tunicatenknospen (mit Ausnahme der der Botrylliden und Polystyeliden, vergl. S. 133 ff.) zu homologisieren. Wir dürften ferner ebensowenig die Pharyngealhöhle der Larven und Knospen von *Doliolum* als Homologa ansprechen, da sie bei den ersteren, wie ich gezeigt zu haben glaube, nicht aus einer ektodermalen Einstülpung entsteht (Ulianin 1884, S. 52, 57), sondern ihre entodermale Abkunft sicher aus der frühesten, uns freilich noch unbekannten Embryonalentwickelung herleitet. Ein Vergleich der Ausgliederung des primitiven Pharyngealraums in Larven und Knospen lehrt aber, daß diese hier und dort fast bis in Detail übereinstimmend verläuft. Es würde in der That schwer fallen, hinsichtlich der allgemeinen Lagebeziehungen, des anatomischen Baues und der histologischen Beschaffenheit Unterschiede zwischen dem gleichen Organ beider Generationen zu finden. Es fehlt denn auch nicht an Forschern, welche darauf hinweisen, daß gewisse Thatsachen „zum energischen Einspruch gegen die Uebertreibungen einer exklusiv genetischen Betrachtungsweise auffordern". Unter ihnen nenne ich Chun (1896, S. 47 ff.) und Seeliger (1893, S. 387 ff.).

Die Kloakalhöhle.

Die Angaben von Grobben (1882, S. 42, 45) und von Ulianin (1884, S. 94, 95) über die Entwickelung der Kloakalhöhle in den Knospen weichen bedeutend voneinander ab. Wie oben (S. 125 ff.) schon hervorgehoben wurde, läßt Grobben die Klokalhöhle aus zwei im Stolo gegebenen Anlagen hervorgehen, welche Abkömmlinge der larvalen Kloake selbst sind. Ulianin widerspricht dieser Deutung der vorderen kloakalen Stränge als Anlagen des gleichen Organs der Knospe. Er läßt die Muskeln aus ihnen hervorgehen. Ich konnte ihm darin beistimmen. Wenn er aber die Kloakalhöhle aus einer unpaaren Epidermiseinstülpung entstehen läßt, so wird sich zeigen, daß die ersten Entwickelungsstadien dieses Organs in den jungen Knospen dieser Angabe widersprechen.

Untersucht man mit stärkeren Systemen die Dorsalseite einer unlängst fixierten Knospe, gleichviel, welcher der 3 Sorten sie angehört, so gewahrt man zu beiden Seiten des Hinterabschnittes der großzelligen Nervenmasse, wo diese (bei Geschlechtsknospen) auf die Geschlechtsanlage auftrifft, zwei flache Grübchen im Ektoderm, in deren Umkreise die

Epidermiszellen sanft wallförmig erhoben erscheinen (Textfig. 15a). Wenn auf diesem Stadium die beiden Einbuchtungen noch durch die ansehnliche Nervenmasse getrennt und jederseits weit von der dorsalen Medianlinie entfernt sind, treffen wir sie an etwas älteren Knospen einander bereits mehr genähert, gleichzeitig auch minimal vertieft (Textfig. 15b). Die nahezu elliptischen Einstülpungsöffnungen liegen mit ihrer längeren Achse auch nicht mehr, wie früher, parallel zur Längsachse der Knospe, sondern quer. Nunmehr hebt, genau wie bei Larven, an dem dor-

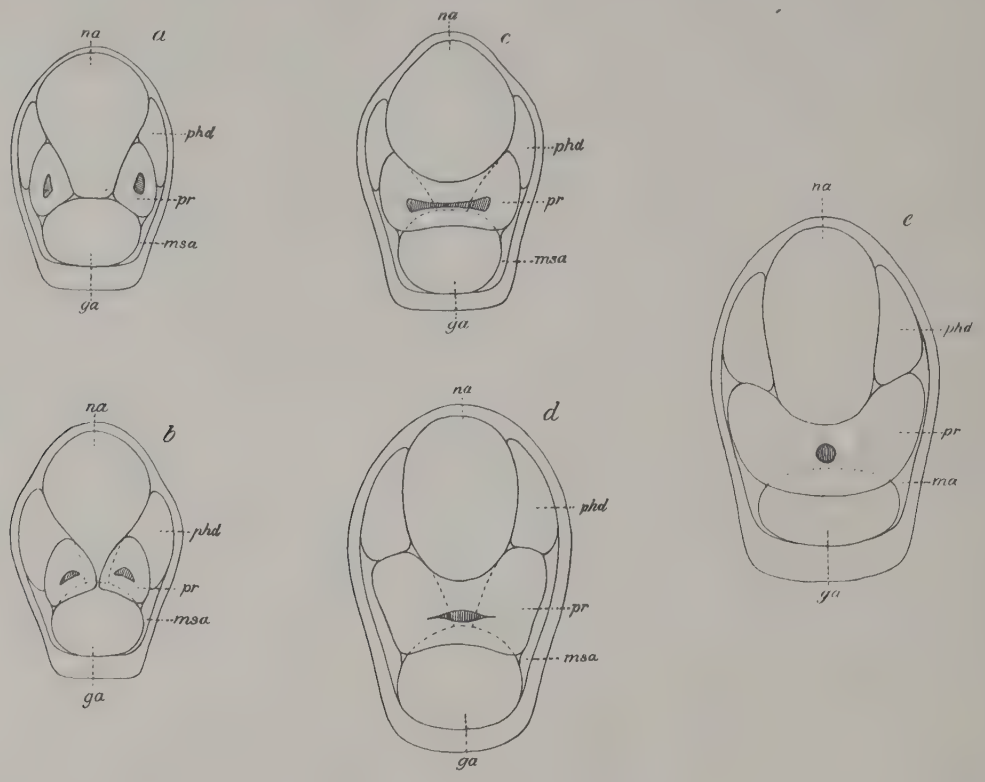


Fig. 15. *D. denticulatum.* 1 : 350.

salen, nach innen zu gelegenen Rande jeder Einstülpungsöffnung eine Einfaltung an, welche ebenso wie dort, nach der dorsalen Medianlinie zu fortschreitend, eine schlitzförmige Vereinigung beider dorsolateraler Einstülpungen zur Folge hat (Textfig. 15c). Durch einen engen, zur Längsachse des Tieres senkrecht gerichteten, langen Spalt vermögen wir jetzt in die jederseits minimal vertieften Säcke zu blicken, deren dorsale Vereinigung eben durch jene quer verlaufende Einfaltung vollzogen wurde. Dieser Zustand ist jedoch auch nur ein vorübergehender. Wie vorhin schon ein Vorrücken der seitlichen Einstülpungsöffnungen nach dem Rücken zu zu konstatieren war, dadurch hervorgebracht, daß die ursprünglichen Einfaltungen von den Flanken her teilweise wieder geschlossen wurden, so erfolgt nunmehr auch successiv der Verschluß der queren Rinne bis auf einen genau dorsomedian gelegenen, elliptischen Spalt (Textfig. 15d), der sich schließlich in eine enge runde Oeffnung, den unpaaren Ausführgang der vereinigten Ektodermtaschen, umwandelt (Textfig. 15e).

Wie aus diesen Angaben ersichtlich ist, verläuft die erste Entstehung der Kloakalhöhle bei den Knospen bis ins einzelne analog derjenigen bei den Larven, nur daß wir es hier, der Kleinheit der jüngsten Knospen entsprechend, mit bedeutend minimaleren Größenverhältnissen zu thun haben, wodurch die Untersuchung dieser Verhältnisse nicht gerade erleichtert wird.

Ich wüßte keinen besseren Beweis für die Richtigkeit dieser Angaben als den, daß ein so ausgezeichneter Forscher wie GROBBEN (1882, S. 45) jedenfalls eine Paarigkeit an der primitiven Kloakalhöhle beobachtete, wenn er auch darin irrte, daß er die seitlichen Divertikel als Produkte zweier Kloakalanlagen des Stolos betrachtete. So schreibt er (S. 45) von diesen, daß sie „in der Mittellinie noch getrennt voneinander sind" und von einem späteren Stadium (S. 45): „Die Kloakenanlagen haben sich in der Mittellinie aneinander gelegt. In beiden sind nun auch kleine Lumina bemerkbar, so daß die Kloakalanlage, von oben betrachtet, die Gestalt einer Brille besitzt." Wenn er aber dann angiebt: „Oberhalb derselben bildet die Haut eine tiefe Einbuchtung; an dieser vertieften Stelle bricht später die Auswurfsöffnung durch", so kann ich ihm darin insofern nicht beistimmen, als ich die Egestionsöffnung direkt aus der Vereinigung der beiden seitlichen Einstülpungsöffnungen hervorgehen sah. Einen Verschluß der letzteren und sekundäres Durchbrechen, wie es für Ascidienembryonen zum Teil zutrifft, habe ich hier nicht beobachtet. Daß thatsächlich Kloakalanlagen in den jungen Knospen nicht existieren, läßt sich auf Querschnitten durch die jüngsten Knospen verfolgen, wenn es bei der Kleinheit der Objekte, die vor allem eine genaue Orientierung derselben vor dem Schneiden sehr erschwert, auch Mühe kostet, die vorhin nach dem Totalpräparat beschriebenen Verhältnisse in gelungenen Schnitten zu erhalten (Taf. XXI, Fig. 3 *pr*).

Nachdem, wie oben angegeben, die frühe Vereinigung der beiden seitlichen Peribranchialeinstülpungen in einen gemeinsamen medianen Raum vollzogen ist, und dieser durch eine unpaare Egestionsöffnung nach außen mündet, dringen jene mächtig gegen die Ventralseite zwischen Epidermis und Darmtraktus in der Leibeshöhle vor, wobei sie ihre Lumina erweitern (Taf. XX, Fig. 4). Ihrer Druckwirkungen auf den Vorderteil der Darmanlage wurde schon gedacht. Da inzwischen auch bereits die Vorwulstung der Hinterwand der Pharyngealhöhle jederseits des späteren Oesophagus begonnen hat (Taf. XX, Fig. 5, 9 *pr*), legen sich hier die Peribranchialtaschen dieser an. Nachdem bei der Erweiterung des gemeinsamen (Kloakal-) Raumes (der aus der dorsalen Vereinigung beider Säcke entstanden) dessen Boden auf den Hinterabschnitt der Nervensystemanlage aufgetroffen ist, muß diese sehr bald seinem Vordringen ganz weichen (Taf. XXI, Fig. 10). Auf späteren Stadien sehen wir ihn bereits dem Darmtraktus dorsal fest aufliegen (Taf. XXI, Fig. 7, 8). Die Verdrängung der Nervenmasse geht aber noch weiter. Der gemeinsame Kloakalraum, bisher in dorsoventraler Richtung gestreckt, wird nunmehr gegen das Ganglion hin dadurch erweitert, daß das eingestülpte Ektoderm längs der dorsalen Begrenzung des primitiven Darmtraktus gegen die Nervensystemanlage vordringt (Taf. XXI, Fig. 13). Der gemeinsame (Kloakal-)Hohlraum hat dadurch im Profil abgerundet dreieckige Form angenommen. Infolge des beträchtlichen Wachstums der Knospe in der Längsrichtung, besonders ihrer Ventralseite, rückt die Darmanlage mehr und mehr in den hinteren (unteren) Knospenabschnitt. Dadurch kommt die Hinterwand der Pharyngealhöhle, die ursprünglich etwa senkrecht zur Längserstreckung der Knospe in der Linie Endostyl-Oesophagus verstrich, schräg

von unten-vorn nach hinten-oben zu stehen (Taf. XX, Fig. 5). Da nun die ventralen Kloakalsäcke bei ihrem Vordringen immer der Vorwulstung der schrägen hinteren Pharyngealhöhlenwand dicht angeschmiegt bleiben, gelangen ihre blinden Enden schließlich bis in unmittelbare Nähe des Endostylendes (Taf. XX, Fig. 5 *pr*). Legen wir nun einen Querschnitt durch ein entsprechendes Stadium etwa in der Höhe des Oesophagus, dann treffen wir, dem Darmrohr dorsal breit aufliegend, jenes obere (gemeinsame) kloakale Divertikel mit dem schlitzförmigen Lumen; ventral, jederseits der Vorwulstung der hinteren Pharyngealhöhlenwand fest angeschmiegt, die beiden peribranchialen Taschen (Taf. XXI, Fig. 16, 20). Mit dieser Verlängerung der ventralen Taschen geht eine Erweiterung des gemeinsamen (Kloakal-)Hohlraums in ventraler Richtung Hand in Hand. Dagegen hat sich der mittlere Teil seines Bodens, der bis dahin dem Darmtraktus fest anlag, währenddessen wieder weit von ihm abgehoben (Taf. XXI, Fig. 17) und erscheint stark gegen die Einstülpungsöffnung vorgewölbt (Taf. XX, Fig. 5), so daß zwischen ihm und dem Darmrohr ein breiter Raum der primären Leibeshöhle (*lh* Fig. 17, Taf. XXI) gebildet worden ist.

Verfolgen wir weiterhin das Vordringen des Kloakalraums gegen das Nervensystem, so erkennen wir, daß er in eingier Entfernung hinter letzterem sein Ende erreicht. Von hier aus dringen (ähnlich wie von dem ventralen Teile der Kloakalhöhle die beiden Peribranchialtaschen) zwei getrennte Rohre weiter bis an das Ganglion heran vor, später sogar über dasselbe hinaus (Taf. XX, Fig. 5 *cls*). Legen wir Querschnitte durch ein entsprechendes Knospenstadium, dann geben diese die besprochenen, etwas verwickelten Verhältnisse instruktiv wieder. Taf. XXI, Fig. 15 stellt einen Querschnitt der Serie dar, aus welcher auch der vorhin besprochene Taf. XXI, Fig. 16 abgebildete Schnitt stammt. Er liegt um 3 Schnitte vor jenem (der Mundöffnung genähert) und zeigt, wie an Stelle des vorher noch unpaaren, breiten dorsalen Kloakaldivertikels 2 getrennte Rohre getroffen sind, in welche das letztere nach vorn zu sich gabelt. Mit der Ausbildung der beiden ventralen Taschen und der dorsalen Kloakalröhren ist die Ausgliederung der Kloakalhöhle in der Hauptsache vollzogen. Die weiteren Veränderungen betreffen die mächtige Erweiterung sowohl des gemeinsamen Hohlraums als auch die der Divertikellumina. Sie läuft der Größenzunahme der Knospe überhaupt parallel. Nachdem der mittlere Boden des gemeinsamen Raumes wiederum dem Darmtraktus sich angeschmiegt hat, folgen die abgeflachten Wände der Kloakalhöhle überall den Konturen der Organe, mit denen sie zusammentreffen. Infolge der späteren asymmetrischen Lagerung des Darmes erscheint dann die linke ventrale Kloakaltasche immer kleiner als die rechte (Taf. XX, Fig. 10 *pr*).

Mit der Erweiterung der kloakalen Hohlräume geht schließlich wie bei den Larven eine Verlagerung ihrer Ausmündung Hand in Hand. Bei den jungen Sprossen völlig mediodorsal gelagert, erscheint sie beim ausgebildeten Tiere bekanntlich genau der Ingestionsöffnung gegenüber, im Längsdurchmesser des Tieres, gelegen. Diese Lageveränderung ist eine Folge des enormen Wachstums der bis dahin kürzeren Dorsalseite. Der breite Stiel, der sich ursprünglich in der Längsrichtung der Knospe erstreckte (Taf. XX, Fig. 5, 6) und auf späteren Stadien relativ im Wachstum zurückbleibt, erscheint schließlich als kleiner Fortsatz völlig an die Ventralseite gerückt (Taf. XX, Fig. 7, 8). Er schnürt sich bei jungen Geschlechtstieren endlich ab, während er beim Mediansproß persistiert, um den Geschlechtssprossen, welche auf ihm zur Entwickelung gelangen, als Träger zu dienen.

Die oben geschilderte Entstehung der Kloakalhöhle aus zwei dorsolateralen Ektodermeinstülpungen in den *Doliolum*-Knospen kann uns nicht verwunderlich erscheinen, wenn wir bedenken, daß nach Barrois (1885) dasselbe Verhalten die nahe verwandten *Anchinia*-Knospen auszeichnet, allerdings, wie es scheint, mit dem Unterschiede, daß beide Taschen bald wieder verschlossen werden, worauf eine unpaare Egestionsöffnung sekundär sich einstülpt. Jedoch liegt darin ebenfalls kein prinzipieller Unterschied vor, sehen wir doch ebenso auch in der Entwickelung der Kloakalhöhle innerhalb der Reihe der Ascidienembryonen beide Bildungsweisen auftreten (S. 110 ff.), die hier einerseits bei den Knospen von *Doliolum*, andererseits bei denen von *Anchinia* verwirklicht sind.

Ich darf nun vielleicht noch hinzufügen, daß auch die Knospen von *Dolchinia* durch eine ursprünglich paarige Kloakaleinstülpung charakterisiert sind. Zwar hat Korotneff (1891) bei ihnen eine unpaare Invagination angegeben, allein er dürfte jedenfalls die jüngsten Knospen seiner Zeit nicht genauer daraufhin untersucht haben. Betrachtet man sehr junge *Dolchinia*-Knospen von der Dorsalseite bei stärkerer Vergrößerung (Textfig. 16), so kann man sich leicht überzeugen, daß genau die in den *Doliolum*-Knospen bei Bildung der kloakalen (bezw. peribranchialen) Einstülpungen obwaltenden Verhältnisse bis ins kleinste sich auch hier wiederfinden, wie denn überhaupt eine isolierte, sehr junge Knospe von *Dolchinia* schwer von einer *Doliolum*-Knospe zu unterscheiden sein dürfte. Es findet sich demnach in der Ontogenese der *Doliolum*-Larven sowohl, als auch in der der Knospen von *Anchinia, Dolchinia* und *Doliolum* (die Larven der beiden ersteren sind ja noch unbekannt) thatsächlich noch vor, was Seeliger (1885, S. 109) seiner Zeit für die phylogenetische Entwickelung dieser Gruppe postulierte: eine aus der Verschmelzung der beiden Peribranchialbläschen entstandene unpaare Kloakaleinstülpung.

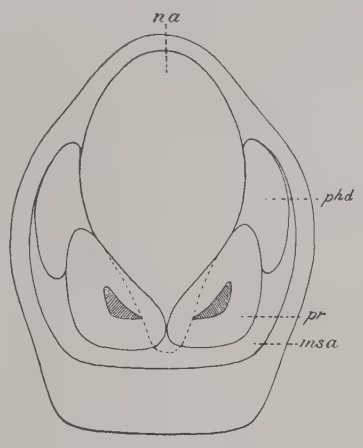


Fig. 16. *Dolchinia mirabilis.* (Mediansproß.) 1 : 350.

Mit der Thatsache aber, daß die Kloakalhöhle in den Knospen der Dolioliden (*Anchinia, Dolchinia, Doliolum*) aus einer paarigen Ektodermeinstülpung entsteht, tritt diese Gruppe in bemerkenswerten Gegensatz zu sämtlichen anderen Tunicatengenera, indem sowohl in den Knospen der Ascidien, als auch in denen von *Pyrosoma* und *Salpa* der peribranchiale Apparat aus Anlagen hervorgeht, die im Stolo, bezw. in der Knospe bei Ascidien, gegeben sind; darin sind alle Autoren einig, wenn auch, wie wir (S. 133 ff.) gesehen haben, die Angaben über die Abstammung dieser als Peribranchialsäcke oder Kloakenröhren bezeichneten Anlagen von diesem oder jenem Keimblatt noch sehr widersprechend lauten. Damit ist natürlich in den Knospen der Ascidien, Pyrosomen und Salpen eine Entwickelungsweise der peribranchialen Räume bedingt, welche von der bei den Dolioliden stark abweichen muß. Wenn wir es bei den letzteren immer mit einer Invagination zu thun haben, welcher ein Zusammenfließen der Hohlräume folgt, so charakterisiert sich die Ausbildung dort dadurch, daß umgekehrt die Verschmelzung der Anlagen im Knospeninnern ein späteres Durchbrechen nach außen nötig macht. Unterscheiden sich demnach in Bezug auf die Entstehung der Peribranchialräume die Knospen der Dolioliden von denen aller anderen Tunicaten, so weisen sie hierin andererseits große Uebereinstimmung mit den

Embryonen aller übrigen Manteltiere und mit denen von *Doliolum* selbst auf (die Larven von *Anchinia* und *Dolchinia* sind noch nicht bekannt); denn paarige peribranchiale Einstülpungen sind wohl, soweit untersucht, bei allen Ascidienembryonen, ferner bei dem Cyathozooid von *Pyrosoma* festgestellt und, wie erwähnt, auch von SALENSKY (1883), BROOKS (1893) und HEIDER (1895) für Salpenembryonen beschrieben worden. Es dürfte immerhin recht bemerkenswert sein, daß sich gerade nur in der Knospung der Dolioliden (eben bei Entstehung der Kloakalhöhle) ein Entwickelungsmodus wiederfindet, der bei diesen selbst (soweit bekannt: *Doliolum*) und bei allen anderen Tunicatenarten nur der Embryonalentwickelung, nicht aber der Knospung angehört.

Angesichts der in beiden Fällen völlig übereinstimmenden Entwickelung steht wohl nichts im Wege, die Kloakalhöhle in den Knospen der Dolioliden als homolog derjenigen in den Embryonen von *Doliolum* und der übrigen Tunicaten zu erachten, wobei dann die ursprünglichen 2 ventralen Taschen als „Peribranchialröhren", ihre mediane Vereinigung als „Kloakalhöhle" im engeren Sinne zu bezeichnen sein würde, wie bereits im Laufe der Darstellung geschehen. Das Vordringen zweier dorsaler Aussackungen nach dem Ganglion hin, welches in den Formen des Subgenus *Dolioletta* statthat, bedeutet nichts anderes, als ein enormes Auswachsen der Kloakalhöhle im engeren Sinne. Es hebt erst nach der Vereinigung der beiden peribranchialen Einstülpungen an und muß schließlich zur Bildung zweier Divertikel führen, weil das ansehnliche Ganglion der anfangs unpaaren Vorwölbung trennend in den Weg tritt.

Ist nun auch die Kloakalhöhle in den Knospen von *Doliolum* derjenigen in den Knospen der übrigen Tunicaten homolog? SALENSKY (1895, S. 581) kommt bei der Vergleichung des Peribranchialapparates der Ascidien-Embryonen mit dem der Ascidien-Knospen zu dem Resultat, „daß von einer vollständigen Homologie .... — wenn die Homologie sich auf die Entwickelungsgeschichte stützen muß — keine Rede sein könne." Er erblickt nur in den Peribranchialröhren, welche sich von der inneren Blase der Ascidienknospe abschnüren, die Homologa der Kiemenrohre der Ascidienembryonen, jener Aussackungen des embryonalen Kiemendarmes, welche sich den peribranchialen Einstülpungen entgegenwölben. Die Kiemenrohre also sind es, welche, vom Kiemendarm abgetrennt, in den Knospen die Funktion der Peribranchialsäcke übernehmen und sich zur Kloakalhöhle weiterentwickeln.

Ich machte schon (S. 115) darauf aufmerksam, daß den „Kiemenrohren" der Ascidienembryonen völlig entsprechende Gebilde entgegen SALENSKY (1895, S. 583) auch den *Doliolum*-Larven nicht fehlen, und ich darf nun hinzufügen, ebensowenig den Knospen. Wir dürften berechtigt sein, Kiemenrohre sowohl in den beiden dorsalen Divertikeln der Pharyngealhöhle, welche die Nervensystemanlage von unten umgreifen, als auch in den Vorwulstungen des Pharyngealraumes zu erblicken, die zu beiden Seiten des Oesophagus gelegen sind[1]). Diese wachsen den beiden ventralen Peribranchialtaschen entgegen, jene den dorsalen Kloakalrohren, um Kiemenspalten zu bilden. Wenn wir uns also den erwähnten Ausführungen SALENSKY's anschließen, besteht wenigstens zwischen dem Peribranchialapparat der Ascidien- und

1) Um eventuellen Mißverständnissen vorzubeugen, möchte ich bemerken, daß die beiden „dorsalen Divertikel der Pharyngealhöhle" und „die Vorwulstungen" der hinteren Pharyngealhöhlenwand jederseits vom Oesophagus nicht prinzipiell verschiedene, etwa voneinander getrennte oder doch abgesetzte Bildungen sind, sondern daß sie im Gegenteil ineinander übergehen, beide zusammengenommen jederseits ein Kiemenrohr im Sinne SALENSKY's darstellen. Die primitive Pharyngealhöhle beginnt sich zuerst jederseits des Ganglions an ihrer (dorsalen) Decke vorzuwölben, diese Ausfaltung setzt sich sehr bald an der Hinterwand (eben zu beiden Seiten des Oesophagus) fort. In der Darstellung mußte, weil zeitlich verschieden, beides getrennt bezeichnet werden.

Doliolum-Knospen insofern teilweise Uebereinstimmung, als in beiden Fällen „Kiemenrohre", bezw. ihre Homologa, vorhanden sind. Allerdings zeigen sie in den *Doliolum*-Knospen noch ganz das ursprüngliche Verhalten wie in den Ascidien- und *Doliolum*-Embryonen, d. h. sie trennen sich vom Kiemensack nicht, gehen nicht, wie in Ascidienknospen, eine Weiterentwickelung zur Kloakalhöhle ein. Es dürfte vielleicht aus diesem Umstande ersichtlich werden, daß die Konsequenzen der Salensky'schen Auffassung wohl Unsicherheiten mit sich bringen können.

Bei diesen Auseinandersetzungen über die Homologie der Organe scheint für Salensky also die Frage nach demselben Bildungsmodus zweier Organe im Vordergrunde zu stehen, weniger aber die nach der Keimblattnatur derselben, da er ja die entodermalen „Kiemenrohre" der Embryonen den ektodermalen Peribranchialtaschen der Knospen homolog erachtet. Das letztere thut auch Seeliger (1893, S. 388), wenn er bezüglich derselben Angelegenheit schreibt: „Danach muß man sich notgedrungen dazu verstehen, Homologien zuzugeben, auch wenn in der ontogenetischen Entwickelung die betreffenden Organe aus verschiedenen Keimblättern hervorgehen, wie in dem vorliegenden Falle (bei Ascidienembryonen und Ascidienknospen) der Peribranchialraum von Ektoderm oder auch Entoderm ausgekleidet sein kann." Wie bereits aus diesen letzten Worten ersichtlich, geht Seeliger noch weiter als Salensky, er erachtet den Peribranchialraum der Ascidien-Embryonen dem der -Knospen als völlig homolog. „Speciell die Peribranchialraumwände sind in ihrem anatomischen Bau, in ihren Lagebeziehungen zu den anderen Organen, in ihrem feinsten histologischen Verhalten in beiden Generationen identisch, und wollte man ihre Homologie in Abrede stellen, so wüßte ich nicht, wie man den Begriff „homolog" definieren könnte, wenn er überhaupt noch anwendbar bleiben soll (Seeliger, 1893, S. 358). Folgen wir Seeliger, so würden wir konsequent auch die völlige Homologie des Peribranchialapparates in den Knospen der Dolioliden einerseits und der Ascidienknospen andererseits aussprechen dürfen. Falls sich die Entstehung der Peribranchialrohre im Stolo von *Pyrosoma* (Bonnevie, 1896) und *Salpa* (Korotneff, 1894) vom Entoderm aus bestätigen sollte, würde auch der Peribranchialapparat der Knospen der beiden genannten Formen mit dem der Ascidien- und Doliolidenknospen zu vergleichen sein. Huldigen wir dagegen der Anschauung, welche „als oberstes Kriterium für die Homologie von Organsystemen ihre gleiche Entstehungsweise" aus demselben Keimblatt ansieht, dann möchte es nach alledem im Tunicatenstamm mit homologen Organen zum Teil sehr schlecht bestellt sein. Wenn Chun (1887) im Anschluß an die von ihm aufgefundene rein ektodermale Knospung der Margeliden darauf hinweist, zu welchen unhaltbaren Konsequenzen jene Ansicht führen muß, so glaube ich, zu den Thatsachen, „welche zum energischen Einspruch gegen die Uebertreibungen einer exklusiv genetischen Betrachtungsweise auffordern" (S. 48), besonders auch die zählen zu dürfen, welche das Studium der Knospungserscheinungen im Tunicatenstamme enthüllt hat. Um nur an eins zu erinnern, so kann z. B. innerhalb der Ascidienknospung hier die ektodermale, dort die entodermale Herkunft der inneren Blase nicht mehr bezweifelt werden. Sollen nun Kiemendarm, Darmtraktus, Peribranchialrohre, Nervensystem und Herz als entodermale Gebilde in dem einen Falle nicht denselben Organen in anderen Ascidienknospen homolog sein, weil sie hier vom äußeren Keimblatt abstammen, obwohl ihre Anatomie, Histologie und ihre gegenseitigen Lagebeziehungen völlig übereinstimmen? Die Zahl ähnlicher Fälle ließe sich durch den Vergleich der larvalen Organe mit den gleichen in den geknospten Generationen leicht noch vermehren.

Die Kieme.

Unser Interesse wird nunmehr von der Bildung der Kiemenspalten in Anspruch genommen, die bekanntlich das Produkt der verschmolzenen pharyngealen und kloakalen Wände sind.

Es entstehen demnach Kiemenspalten überall dort, wo Teile der Pharyngeal- und Kloakalwand aufeinander treffen. Da wir nun, außer den beiden ventralen Kloakalsäcken, die sich auch in den Larven nachweisen ließen, in den Knospen noch zwei dorsale Rohre antreffen, so ist es hier nicht nur die Hinterwand der Pharyngealhöhle, welche von Kiemenspalten durchbrochen wird, sondern auch die (dorsale) Decke beteiligt sich an ihrer Ausbildung, und zwar scheint gerade hier die Entstehung anzuheben. Wir sehen auf Querschnitten durch fortgeschrittenere Stadien, wie in regelmäßigen Abständen die beiden dorsalen Rohre mit der Pharyngealhöhle dadurch in Kommunikation treten (Taf. XXI, Fig. 19, 22), daß die Zellen der ventralen Wände jener beiden Rohre, mit denen sie der Decke der Pharyngealhöhle aufliegen, auseinanderweichen, ebenso auch die der pharyngealen Decke selbst. Im Umkreise der entstandenen Perforationen verlöten die Zellen der ungleichen Wände; an den Stellen dagegen, die zwischen den einzelnen Durchbruchsöffnungen liegen, sehen wir, daß die Lamellen, die bis dahin fest aufeinander lagen, sekundär sich wieder voneinander abheben. Die entstehenden Spalträume zwischen ihnen repräsentieren als Teile der primären Leibeshöhle die Blutbahnen des Kiemenapparates (Taf. XXI, Fig. 22 *bb*).

Von der mittleren dorsalen Decke der Pharyngealhöhle schreitet die Bildung der Kiemenspalten nach der Hinterwand derselben fort. In den ventralen und dorsalen Winkeln der kloakalen Ausstülpungen lassen sich am spätesten Spalten nachweisen, nichtsdestoweniger erfolgt aber nur von diesen Punkten aus später die Vermehrung der Spalten. Wenn ursprünglich das Epithel der pharyngealen und kloaken Wände allenthalben gleich hoch ist, überzeugen wir uns nach dem Durchbruch der ersten Kiemenspalten, wie es sich dort abflacht, wo es nicht, wie im Umkreis der Perforation, an der Kiemenspaltenbildung direkt beteiligt ist (Taf. XX, Fig. 10; Taf. XXI, Fig. 22). Auf diese Weise treten jene dicken Ringe mit den kleinen centralen Oeffnungen an den jungen Knospen in die Erscheinung, eben die primitiven Kiemenspalten (Taf. XX, Fig. 6, 7). Anfangs nahezu kreisrund gestaltet, vergrößern die sich weiterhin quer zur Längsrichtung des Tieres und zwar von zwei in den Winkeln der Spalten gelegenen Wachstumspunkten aus, an denen undifferenziertes Zellmaterial sich erhält, wie das GROBBEN (1882, S. 161) zuerst nachwies (Taf. XX, Fig. 8). Derselbe embryonale Charakter muß auch den Zellen an den Enden der dorsalen kloakalen und ventralen peribranchialen Ausstülpungen eigen sein. Von hier aus nur erfolgt mit dem Wachstum des Tieres die Vermehrung der Kiemenspalten. Teilungen von Kiemenspalten, etwa durch „Zungenbalken", erfolgt auch in den Knospen ebensowenig, wie in den Larven. Ein Unterschied zwischen der Bildung der Kiemenspalten in den Embryonen und Knospen besteht aber darin, daß in der jungen Larve nahezu gleichzeitig die 4 Spaltenpaare durchbrechen und die einzigen bleiben, obschon das Tier noch weit von seiner völligen Ausbildung entfernt ist. In den jungen Knospen dagegen entsteht eine nicht konstante Zahl von Spalten, deren Vermehrung bis in das hohe Alter des Tieres, vielleicht gar bis zu seinem Tode, anhält. Wenigstens berechtigt zu dieser Vermutung das undifferenzierte Zellmaterial, welches

sich auch an völlig entwickelten Tieren in den 4 Winkeln der Kiemenlamelle noch vorfindet, sowie die oft beträchtliche Zahl der Spalten bei den großen Arten; ich zählte bis 100 bei *D. denticulatum*.

Bekanntlich weist die Kiemenlamelle der Geschlechts- und Pflegtiere bei den verschiedenen Species außerordentliche Verschiedenheiten hinsichtlich der „Anheftungspunkte", der Lage und Zahl ihrer Spalten auf, was sie fast zum ausschließlichen systematisch verwertbaren Merkmale erhebt. Zwei Typen der Ausbildung herrschen jedoch vor. Die Kieme bildet entweder, ähnlich wie bei Ammen, eine nahezu gerade gestreckte, aufrecht stehende Lamelle, die von wenigen Spalten durchbrochen wird (Subgenus *Doliolina* mit den Formen *D. rarum, indicum, intermedium Mülleri* und *Krohni*), oder sie erscheint weit nach hinten segelförmig vorgewölbt (Subgenus *Dolioletta* mit *D. Gegenbauri, denticulatum, Nationalis* u. s. w.) und weist dann gewöhnlich eine große Zahl von Spalten auf.

Auf Grund der Entwickelung des Kiemenapparates in den Knospen scheinen diese typischen Unterschiede leicht verständlich. Wenn in der Larve die Ausbildung eines dorsalen, nach vorn gerichteten Kloakaldivertikels ganz unterbleibt, erscheint ein solches in den Knospen der Arten des Subgenus *Doliolina*, z. B. also bei *D. Mülleri*, schwach entwickelt. Es dringt bei diesen Formen ebenso wie die ventralen Peribranchialtaschen, nur bis zum 5. Muskelreifen vor, woraus dann eine nur schwach nach hinten vorgewölbte, in der Ebene des 5. Muskelreifens ausgespannte Kiemenlamelle resultiert. Bei den Formen des Subgenus *Dolioletta* dringen nun, wie wir oben an den Geschlechtssprossen mittleren Alters von *D. denticulatum* gesehen haben, 2 dorsale Kloakalrohre bis in die Gegend des Nervenknotens vor (Taf. XX, Fig. 5, 6). Sie gelangen aber, wenn der Sproß seiner völligen Ausbildung entgegengeht, sogar weit über das Ganglion hinaus, welches bekanntlich im 3. Intermuskularraume liegt, bei den einzelnen Arten bald mehr dem 3., bald mehr dem 4. Muskelreifen genähert. Die dorsalen „Anheftungspunkte" der Kieme, oder, entwickelungsgeschichtlich gesprochen, die blinden Enden der dorsalen Kloakalrohre liegen dann, z. B. bei *D. denticulatum*, noch vor dem 2. Muskelreifen, bei anderen Formen (z. B. *D. affine*) sogar in der Mitte des 1. Intermuskularraumes. Ganz ähnliche enorme Ausbildung weisen bei diesen Arten die ventralen Peribranchialsäcke auf. Wenn sie beim ausgebildeten *D. Mülleri* bis an den 5. Muskelreifen vorgedrungen erscheinen, erstrecken sie sich wieder bei den Formen des Subgenus *Dolioletta* noch weit über den Endabschnitt des Endostyls nach vorn, bei *D. denticulatum* z. B. bis an den 3., bei noch anderen Arten (*D. Ehrenbergi* Ulianin) aber bis an den 1. Muskelreifen. Die Lage des Oesophagus aber ist bei allen Species ziemlich konstant (in der Höhe des 5. Muskelreifens). Da jener die am weitesten zurück liegende Stelle der Hinterwand der Pharyngealhöhle bezeichnet, muß nun bei den zuletzt genannten Formen des Subgenus *Dolioletta* die Kiemenlamelle jene segelförmige Ausbuchtung und mit dieser außerordentlichen Flächenausbreitung den Spaltenreichtum erhalten, der ebenso wie jene nach hinten konvexe Vorwölbung für die großen Formen in hohem Maße charakteristisch ist (vergl. Taf. XXIV, Fig. 1—3). So erscheint dann bei diesen Arten, ganz ähnlich wie bei Ascidien, fast der ganze Vorderdarm, die Pharyngealhöhle, von Kiemenspalten durchbrochen und respiratorisch verwertet. Wir dürften nach alledem berechtigt sein, die Formen des Subgenus *Doliolina* mit ihrem einfacheren Kiemenapparat als die phylogenetisch älteren Doliolen anzusehen, wie das Grobben (1882, S. 67 ff.) und Ulianin (1884, S. 122 ff.) bereits in Bezug auf *D. Mülleri* thun. (Vergl. darüber Genaueres im systematischen Teil S. 225 ff.)

Da sowohl die Kloakal- als auch die Pharyngealhöhle der *Doliolum*-Knospen ektodermalen Ursprunges ist, müssen also die Kiemenspalten ringsum von Ektoderm ausgekleidet sein, ein Verhalten, welches in den Embryonen keiner Tunicatenform sich wiederfindet, da dort stets Ektoderm und Entoderm sich gleichwertig an ihrer Bildung beteiligen. In den geknospten Generationen jedoch finden wir infolge der verschiedenartigen Abstammung von Kiemendarm und Peribranchialraum allenthalben Abweichungen von diesem ursprünglichen Verhalten. Während die Kiemenspalten in den Knospen der meisten Ascidien rein entodermale Bildungen darstellen (weil ja auch die Peribranchialsäcke aus dem mittleren, entodermalen Bläschen abstammen), gleichen hierin wiederum die *Botryllus*- und Polystyelidenknospen insofern denen von *Doliolum*, als auch die Kieme jener nur vom Ektoderm gebildet wird. Bestätigen sich ferner die Angaben von BONNEVIE (1896) über die Abstammung der Peribranchialröhren vom Entodermrohr im Stolo der Pyrosomen, und die gleichen von KOROTNEFF (1894) am Salpenstolo gemachten Beobachtungen, dann finden wir sowohl in den Knospen von *Pyrosoma* als auch von *Salpa* rein entodermale Kiemen vor, wie in den meisten Ascidienknospen.

Die Muskeln.

Wie schon erwähnt, sind die jüngsten Knospen aller 3 Sorten durch eine dünne Muskelzellschicht ausgezeichnet, welche ventral zwischen dem hinteren Abschnitt der Pharyngealhöhle und der Epidermis gelegen ist (Taf. XX, Fig. 1 u. 2). Dagegen lassen sich auf diesen Stadien an den beiden Seiten der Knospe, zwischen den Organen derselben und dem äußeren Ektoderm, weder zwei ovale Muskelscheiben, wie sie ULIANIN (1884, S. 93 ff.) beobachtet hatte, noch auch vereinzelte Zellen nachweisen, welche als Muskelzellen zu deuten wären. Die Nervenmasse, die Pharyngealhöhle und die Genitalanlage liegen, wie Querschnitte immer ausweisen, direkt der Epidermis an (Taf. XXI, Fig. 2—4). Im weiteren Verlaufe der Entwickelung dringen Muskelzellen von hinten nach vorn vor. Nachdem die Vereinigung der dorsolateralen Peribranchialeinstülpungen zu einer unpaaren Egestionsöffnung vollzogen ist, sehen wir Muskelzellen von dem hinteren ventralen Lager dorthin ziehen, um sich im Umkreise jener Mündung zu sammeln und einen geschlossenen Muskelring zu bilden (Taf. XXII, Fig. 1 *ms*). Es ist die Anlage des noch vereinigten 7. und 8. Muskelreifens (Taf. XX, Fig. 5 *ms* 7 + 8). Diesem ersten, dorsal und hinten gelegenen Muskelringe folgt bald darauf am entgegengesetzten Ende der Knospe ein zweiter. Von den ventral vordrängenden Muskelzellen nämlich sammeln sich eine größere Anzahl in dem Winkel, welchen die vorderen Abrundungen der Nervenmasse und Pharyngealhöhle mit der Epidermis bilden (Taf. XX, Fig. 4 *ms*). Wenn dann später an dieser Stelle, also nicht genau in der mittleren Längsachse, sondern der Ventralseite mehr genähert, die Mundöffnung durchbricht, formieren diese Zellen den Sphincter derselben, einen breiten Muskelring, von welchem sich weiterhin auch der 2. Muskelreifen noch abspaltet (Taf. XX, Fig. 5 *ms* 1 + 2).

Nunmehr wird das ventrale Muskelzelllager von der Ausbildung des Endostyls insofern beeinflußt, als durch das kielförmige Vorspringen desselben die Muskelzellen in diesem Bereiche aus der Medianlinie der Knospe vollständig verdrängt werden. Sie rücken infolgedessen, auch im Hinterteil der Knospe, wo der Darmtraktus ähnlich wirkt, jetzt an die Seitenwände, um nunmehr zwischen Pharyngealhöhle und Nervensystem einerseits und Epidermis andererseits vor-

übergehend 2 dünne einschichtige Platten zusammensetzen. Jede derselben leitet jedoch sehr bald eine Zerschnürung in 4 breite, mehr oder weniger regelmäßig verlaufende Zellwülste ein, die Anlagen des 3. bis 6. Muskelreifens. Eine Verbindung der Zellstreifen der einen Seite mit denen der anderen zu geschlossenen Muskelreifen besteht anfangs weder ventral noch dorsal, sie wird jedoch bald herbeigeführt. Schließlich sondern sich aus den breiten Muskelringen, welche Mund und Kloakalöffnung umschlingen, der 2., bezw. 7. Muskelreifen aus, weshalb beide anfangs jenen noch genähert erscheinen (Taf. XX, Fig. 6).

Ebenso wie bei den Larven muß uns auch an den Muskelreifen der Geschlechts- und Mediansprossen der gegenseitige Abstand und ihr Verlauf auffallen, wenn wir uns der Muskelreifen am ausgebildeten *Doliolum* erinnern. Wir finden sie wie bei Larven an der Dorsalseite einander mehr genähert, ventral dagegen in größeren Abständen voneinander und darum auch meist nicht in einer Ebene liegend (Taf. XX, Fig. 5—8). Die vorderen Reifen sind nach hinten konvex ausgeschweift, die hinteren zeigen das entgegengesetzte Verhalten. Alle diese Verschiedenheiten werden im weiteren Verlaufe der Entwickelung durch ungleiches Wachstum ausgeglichen. Die kurze Dorsalseite wächst bedeutend stärker in die Länge als die ventrale. Einen Maßstab hierfür giebt am besten die Kloakalöffnung ab. Sie rückt von der dorsalen Mittellinie, wo sie ursprünglich in der Höhe zwischen Oesophagus und Magen liegt, allmählich bis in den mittleren Längsdurchmesser der Knospe, der Ingestionsöffnung genau gegenüber.

Die Geschlechtsorgane.

Wie oben (S. 125 ff.) gezeigt wurde, geht die Anlage der Geschlechtsorgane aus der Verschmelzung der beiden vorderen lateralen Stränge des Stolos (Taf. XVI, Fig. 2—4 *phs*) hervor, die sich als Abkömmlinge der Pharyngealhöhle der Larve erweisen. Da die Verschmelzung der beiden Zellgruppen sehr frühe, schon während der Fixierung der Geschlechtsknospen auf ihrer Unterlage erfolgt, tritt uns die Geschlechtsanlage bereits in den jüngsten festsitzenden Geschlechtssprossen als ein unpaarer, kompakter Zellkomplex entgegen, der den hintersten Knospenabschnitt vollständig einnimmt (Taf. XX, Fig. 1). Die Zellkerne dieser jungen Geschlechtsanlage zeichnen sich wie die der Nervenmasse von den übrigen in der Knospe befindlichen Zellgruppen durch ihre Größe aus (Taf. XXI, Fig. 4). Zellgrenzen sind (auf Schnitten) zwischen ihnen nicht nachweisbar, so daß wir wohl berechtigt sind, die Geschlechtsanlage von *Doliolum* auf diesem Stadium als „Syncytium" zu bezeichnen. Ferner ist weder eine Gliederung, noch eine epitheliale Umhüllung an der Anlage zu dieser Zeit zu konstatieren. Zahlreiche Mitosen lassen auf eine rege Zellteilung schließen. Die erste Differenzierung der ursprünglich gleichen Zellen spricht sich darin aus, daß einige der peripher gelegenen sich merklich abplatten und linsenförmige Gestalt annehmen (Taf. XXI, Fig. 9 u. 13), wobei aber ihr histologischer Charakter zuerst noch vollkommen dem der übrigen centralen Zellen gleicht, ein deutlicher Beweis, daß jene thatsächlich nur gestaltlich veränderte Zellen der Geschlechtsanlage selbst darstellen und nicht von außen hinzu gekommen sind. Indem die Abplattung der peripheren Zellen fortschreitet, schließen sie sich zu einem umhüllenden Epithel zusammen (Taf. XX, Fig. 9). Diese histologische Zusammensetzung der Geschlechtsanlage bleibt durch viele Stadien hindurch erhalten. Während dieser Zeit vollziehen sich mehr äußere Veränderungen. Senkrecht zur Längserstreckung der ovalen Zellenmasse tritt eine sanfte Einschnürung

auf, welche eine kleinere ventrale und eine größere dorsale Hälfte heraus zu modellieren beginnt (Taf. XX, Fig. 5, 6). Ferner erhält die nun etwa birnförmige Anlage bei der fortschreitenden Ausgliederung der Knospe ihren definitiven Platz an der unteren linken Körperseite, zwischen dem 6. und 7. Muskelreifen. Während die Einschnürung sich weiterhin vertieft, tritt nun ein energisches Wachstum besonders in dem größeren dorsalen Teile der Anlage ein. Dieser zieht sich an seinem freien Ende aus und biegt im rechten Winkel nach vorn um; er wird zum Hodenschlauche, während die untere abgerundete Partie zum Ovar sich differenziert. Nachdem die Hodenanlage etwa bis zum 5. Muskelreifen nach vorn gewachsen ist, erfolgt die völlige Durchschnürung der ursprünglich unpaaren Geschlechtsanlage. Nunmehr kommt es sehr bald zur Ausbildung des kurzen Oviduktes, indem das umhüllende, einschichtige Epithel der Ovarialanlage an der dem Knospeninnern zugewandten Seite über die umschlossenen Geschlechtszellen hinauswächst, bis es mit dem (zunächst noch blind geschlossenen) Ende auf die Kloakenwand auftrifft und mit ihr verlötet (Taf. XXIII, Fig. 1 *ov'*). Wenn wir dagegen den kurzen Ausführgang des Hodens (*h'*) regelmäßig später erst angelegt finden, so dürfen wir vielleicht darin den ersten Ausdruck für die der weiblichen stets nachfolgende männliche Geschlechtsreife erblicken. Ferner ist diese ungleichzeitige Entwickelung der beiden Ausführgänge zugleich ein Beweis für das Getrenntsein beider, welches zwar schon von KEFERSTEIN und EHLERS (1861, S. 63) und von GROBBEN (1882, S. 23 und 58) angegeben, von ULIANIN (1884, S. 38 Anm.) aber bestritten wurde. Ich konnte, wie hier beiläufig bemerkt sein soll, bei allen von mir untersuchten Species 2 deutlich getrennte Ausführgänge nachweisen.

Wenn wir uns nun zunächst der Entwickelung des Ovariums zuwenden, so zeigen Schnitte durch die eben vom Hoden abgetrennte Eierstocksanlage noch immer lauter gleichgestaltete Zellen, die mit denen des ersteren in ihrem histologischen Habitus völlig übereinstimmen. Nur eins fällt sofort ins Auge. An der dem Hoden genäherten Seite des Ovars liegen eine Anzahl Zellen, die alle in Teilung sich befinden, während die übrigen nur spärlich Mitosen erkennen lassen (Taf. XXIII, Fig. 1 *ke'*). Legen wir Schnitte durch etwas ältere weibliche Geschlechtsorgane, so drängt sich uns eine neue Wahrnehmung auf. In dem soliden Zellhaufen hat sich ein centraler Teil von einem mehr peripheren abgehoben (Taf. XXIII, Fig. 1), so daß jener von diesem wie von einer dickschaligen Hohlkugel umschlossen erscheint. Die oben erwähnte „Teilungszone" ist dabei in dem peripheren Mantel an der bezeichneten Stelle gelegen. In der peripheren Hülle konstatieren wir nunmehr auch die ersten Eikeime (*o*), leicht kenntlich an dem stark angewachsenen Kerne, dem Keimbläschen, das von homogenem, scharf umgrenzten Deutoplasma umgeben wird. Wir haben es demnach in diesem äußeren Zellmantel mit dem „Keimepithel" zu thun, welchem allein die Eier ihre Entstehung verdanken.

An dem nach außen zu gelegenen Rande der jungen Eizelle treffen wir zerstreut einige wenige Zellen an, auffällig kleiner als die des Keimepithels und deutlich von ihnen unterschieden, dagegen sehr ähnlich denen, welche das Ovar umhüllen (Taf. XXIII, Fig. 1 *flz*). Es sind die ersten Follikelzellen, die von der Ovarialwand her an das junge Ei herantreten. Zwischen den Zellen des Keimepithels lassen sich Follikelzellen nicht nachweisen. Ihre Herkunft wird uns noch beschäftigen. Mit dem Heranreifen des Eies geht natürlich einerseits eine fortdauernde Vergrößerung des Keimbläschens, andererseits eine gewaltige Zunahme des Deutoplasmas Hand in Hand (Taf. XXIII, Fig. 4). Der Nucleolus des ersteren zerteilt sich in eine Unzahl Neben-

nucleolen, die in einem feinen chromatischen Netzwerk eingebettet erscheinen. Mit der Vergrößerung des Eikeimes muß eine starke Vermehrung der Follikelzellen stattfinden; denn wir treffen weiter in der Entwickelung fortgeschrittene Eier immer schon mit einem mehrschichtigen Lager dicht umhüllt an.

Schnitte durch ein völlig ausgebildetes Ovar lassen oft eine große Anzahl Eier — ich fand in einem Falle 18 bei *D. denticulatum* — in den verschiedensten Entwickelungsstadien erkennen (Taf. XXIII, Fig. 20). Jedoch nie liegen Eikeime, so zahlreich sie auch sein mögen, innerhalb des centralen Kernes des Keimepithels, obschon dieses scheinbar völlig dem umhüllenden gleicht. Da demnach, wie übrigens Ulianin (1884, S. 42) schon betonte, die Differenzierung der Eier nur aus den Zellen des Keimepithels erfolgt, welche die mehrschichtige, äußere Hohlkugel zusammensetzen, so müssen jene natürlich eine mehr oder weniger periphere Lage im Ovar einnehmen. Wie dann von der großen Zahl der reifenden Eier die Ovarialwand (*ovh*) teilweise stark ausgedehnt wird, spricht sich deutlich darin aus, daß dort, wo solche liegen, die Epithelzellen äußerst abgeflacht und weit auseinander gezogen erscheinen, während sie an der dem Hoden genäherten Seite, wo ich nie Eier entstehen sah, fast kubische Gestalt besitzen (Taf. XXIII, Fig. 2—5 *ovh*). Diese dem Hoden genäherte Seite wird auch im ausgebildeten Eierstock von jener „Teilungszone" eingenommen, die sich mit seltener Konstanz in allen Ovarien von *D. denticulatum* hier nachweisen ließ (Taf. XXIII, Fig. 2. *ke'*).

Wie schon erwähnt wurde, treffen wir jüngere Eier alsbald mit einem mehrschichtigen Follikelepithel umgeben an (Taf. XXIII, Fig. 4 *flz*). Sie enthalten einen runden hellen Kern mit wenig chromatischen Elementen und ein relativ großes, scharf umschriebenes Kernkörperchen. Das Zellplasma erscheint dicht und homogen. Ihr massenhaftes Auftreten an jedem Ei deutet auf eine rege Vermehrung hin, die wir bei genauerem Zusehen mit starken Systemen in mitotischer Teilung vor sich gehen sehen. Es ist kein Schnitt anzutreffen, auf dem sich nicht einige Mitosen von größter Feinheit nachweisen ließen. Woher aber haben die Follikelzellen ihren Ursprung genommen? Schon der Umstand, daß sie niemals zwischen den Zellen des Keimepithels anzutreffen sind (Taf. XXIII, Fig. 2), daß sich ferner in keinem Falle Uebergänge zwischen den großen Zellen des Keimepithels mit den klaren, äußerst distinkt sich färbenden Kernen und den kleinen, homogen erscheinenden Follikelzellen beobachten lassen (Taf. XXIII, Fig. 4), deutet darauf hin, daß sie nicht von jenen abstammen. In der That fällt es nicht schwer, sich zu überzeugen, daß sie ihre Entstehung von dem umhüllenden Epithel nehmen, welches sich auf frühen Stadien aus den Zellen des Syncytiums herausdifferenzierte. Man sieht auf allen Schnitten, wie zahlreiche der Ovarialwand zunächst gelegene Follikelzellen mit ihren Plasmaleibern papillen- oder pseudopodienartig zwischen den Zellen des umhüllenden Eierstockepithels vorspringen (Taf. XXIII, Fig. 4 *flz''*). Mit anderen Worten, es zeigt sich, wie sie massenhaft, erst Zellen der umschließenden Membran, auswandern, um Follikelzellen abzugeben, deren mitotische Teilung oben schon hervorgehoben wurde. Die Zellen des Wandepithels selbst vermehren sich gleichfalls mitotisch, wie nicht allzuselten anzutreffende unzweifelhafte Mitosen innerhalb der Ovarialhülle beweisen. Während sich die Follikelzellen eines jüngeren Eies alle in der oben bezeichneten Ausbildung gleichen, treffen wir bei weiter entwickelten Eizellen mehr peripher andere, die durch ihr degeneriertes Aussehen auffallen (Taf. XXIII, Fig. 3 und 4 *flz'*). Sie sind größer, gewöhnlich etwas in die Länge gezogen

und von großen Vakuolen erfüllt, welche das restierende Plasma zu dünnen Strängen komprimiert und den undeutlichen Kern an die Wand gedrückt haben.

Während des Heranreifens der jungen Eizelle scheint das Deutoplasma derselben lebhafte Bewegungen auszuführen, worauf die (auf Schnitten) zahlreich an seiner Peripherie anzutreffenden Pseudopodien schließen lassen (Taf. XXIII, Fig. 4). Dabei ergiebt es sich, daß benachbarte Follikelzellen, und zwar immer solche, welche völlig intakt sind, von den Pseudopodien in die oberflächlichen Schichten des Eideutoplasmas aktiv aufgenommen werden, neben anderen, welche rein passiv, offenbar durch den Druck der nachfolgenden, dem Ei zuerst spärlich, später zahlreicher, einverleibt werden. Wir treffen keinen Schnitt durch jüngere Eizellen, auf dem nicht eben in die oberflächliche Zone des Deutoplasmas eintretende oder eben aufgenommene Follikelzellen wahrnehmbar wären, während das Innere des Eies zu dieser Zeit sich völlig frei von zelligen Elementen erweist. Diese aufgenommenen, bezw. in das Deutoplasma hineingedrängten Zellen bilden die sogenannten „Testazellen", die demnach bei *Doliolum* sicher als von den Follikelzellen abstammend angesehen werden müssen (Taf. XXIII, Fig. 2—4 *tz*).

Sie liegen zunächst ganz unregelmäßig geschart, weil verschieden tief eingedrungen, und auch ungleich an den einzelnen Teilen der Peripherie des Deutoplasmas verteilt, je nach dem Orte ihrer Einwanderung oder Aufnahme, jedoch immer scharf gegeneinander abgegrenzt. Vereinzelt lassen sich Mitosen an ihnen nachweisen (Taf. XXIII, Fig. 3 *tz*).

Ihr histologischer Habitus ist natürlich nach eben vollzogenem Eintritt völlig dem der Follikelzellen gleich (Taf. XXIII, Fig. 4 *tz*). Bald aber unterliegen sie einer Reihe von Umbildungen, welche damit beginnen, daß der relativ große, scharf umschriebene Nucleolus kleiner und undeutlicher wird (Taf. XXIII, Fig. 3). Das zarte, jedoch distinkte Chromatingerüst des kleinen Zellkernes läßt bald nichts mehr von dieser Eigenschaft erkennen. Gleich dem umgebenden Zellplasma nimmt der Kern ein granuliertes, dichteres Aussehen an. Schließlich schwindet der Nucleolus ganz, der Kern ist in seinem Plasma, das sich mehr und mehr als schmutzig-gelber, dichter Pfropf aus der helleren Umgebung heraushebt, fast nicht mehr zu unterscheiden.

Während dieser Umbildungsprozeß der Testazellen im Innern sich abspielt, ist an der Peripherie der Eizelle eine strukturlose Membran, das Chorion, von den Follikelzellen abgeschieden worden (Taf. XXIII, Fig. 3). Außerhalb desselben sind noch einige jener stark veränderten Follikelzellen (*flz'*) anzutreffen.

Betrachten wir jetzt Eier, welche das Ende der Reife innerhalb des Ovars erreicht haben (Taf. XXIII, Fig. 5), so erscheinen die Testazellen kontinuierlich in einschichtiger Lage, wie ein Ring von Pflastersteinen die Peripherie des Eiplasmas umsäumend. Veränderungen am Keimbläschen und im Deutoplasma sind nicht ausgeblieben. Das Chromatingerüst des ersteren hat an Dichte, die Nucleoli haben an Zahl und Größe abgenommen. Im Deutoplasma machten sich, und zwar zuerst im Umkreise des Keimbläschens, feinste Poren bemerkbar, welche sich bald bedeutend erweiterten und das anfangs homogen erscheinende Ooplasma schließlich zu einem Netzwerk umgestalteten, in dessen Maschen nunmehr körnige Substanz (*dt*) abgelagert erscheint. Ihre Färbbarkeit mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin ist äußerst gering. Wir haben den Prozeß der Dotterbildung vor uns, wie er von innen nach außen im Ei fortschreitet.

Untersuchen wir endlich Schnitte durch Eier, welche bereits aus dem Ovar ausgestoßen, bisweilen in der Kloakalhöhle angetroffen werden, so bietet sich wieder ein anderes Bild (Taf. XXIII, Fig. 6). Das Keimbläschen erscheint unregelmäßig konturiert und läßt nur wenig noch von seinen Kernkörperchen und dem chromatischen Netzwerk erkennen. Die Hauptmasse des Eies nimmt der Dotter (*dt*) ein. Vor allem aber zeigen die Testazellen sich in eine scharf gegen das Ei abgesetzte Zone eingeordnet, in die „Gallertschicht“ (nach Kowalewsky). Sie sind damit, gegen das Ei gleichsam abgekapselt, zwischen eine vom Ei selbst gelieferte Membran, die „Dotterhaut“ (*dth*), und das Chorion geraten. Ihr Zusammenschluß ist dabei nicht mehr lückenlos. Kern und Nucleolus treten nur noch undeutlich in dem granulierten Plasma hervor. Außerhalb des Chorions sind noch unregelmäßig stark vakuolisierte Follikelzellen (*flz'*), anzutreffen, die sich sehr abgeflacht und zu einer Hülle (*bm*) zusammengeschlossen haben, in welcher wir wohl das „äußere Follikel“ erblicken dürfen.

Wenn wir nach dieser Schilderung der Entwickelung und des histologischen Aufbaues der weiblichen Geschlechtsorgane versuchen, uns über die Vorgänge, die sich in der weiblichen Geschlechtsdrüse von *Doliolum* abspielen, und über deren Bedeutung Rechenschaft zu geben, so wird es nötig sein, die Riesenarbeit zu würdigen, welche schon geleistet wurde, um die komplizierten Prozesse an Tunicatenei zu verstehen. Es wird sich bei dem Vergleich vor allem um die Genese und Bedeutung der Testa- und Follikelzellen handeln.

Vorerst sei jedoch auf die Analogie hingewiesen, welche zwischen der anfänglichen Entwickelung der Zwitterdrüse bei *Doliolum* einerseits und einigen Ascidien andererseits besteht. Die Bildung des männlichen und weiblichen Geschlechtsorganes aus einer, ursprünglich völlig ungegliederten Zellenmasse wurde z. B. von van Beneden und Julin (1887, für *Perophora*, *Phallusia* und *Clavelina*), von Julin (1893, für *Styelopsis*), von Floderus (1896, bei *Coina*) und Bankroft (1899, bei *Distaplia*) nachgewiesen. Wie bei *Doliolum* bilden die anfangs gleichgestalteten Zellen an ihrer Peripherie durch Abplattung ein einschichtiges Epithel aus, das schließlich ringförmig vordringt und die gemeinsame Geschlechtsanlage in einen äußeren Abschnitt, das Ovar, und einen inneren, den Hoden, zerlegt. Unterschiede bestehen nur in Bezug auf die Abstammung dieser soliden Zellhaufen, die bei den genannten Ascidien als mesodermal, bei *Doliolum* aber als entodermal sich erweisen.

Was nun zunächst die ältereren Angaben über Entwickelung und Aufbau des weiblichen Geschlechtsapparates bei *Doliolum* anlangt, so verdanken wir solche Fol (1884) und besonders Ulianin (1881 und 1884). Fol (1884, S. 118) beschreibt das reife Ei von *D. denticulatum* als von 2 Zellenlagen umgeben, „à savoir de follicule et une couche granuleuse épaisse“. Er vermutet, daß nach Analogie mit dem Ascidienei die Follikelzellen wohl vom Keimbläschen ihren Ursprung nehmen möchten. Während Ulianin in seiner ersten Arbeit über *Doliolum* (1881) die Follikel- und Testazellen vom Keimbläschen ableitet, ihnen also intraovulären Ursprung zuschreibt, gelangt er in der Monographie (1884) zu der gegenteiligen Ansicht. Aus der mehrfach aufeinander folgenden Teilung der Zellen des Keimepithels gehen (S. 49) „die kleinen Zellen“ (Follikelzellen) hervor, diese im Ovar zerstreuten Zellen werden (S. 41) von dem wachsenden Ei in großen Mengen in sein Plasma aufgenommen, dort teils umgebildet und assimiliert, teils — und das betrifft die später aufgenommenen — gelangen sie zur Zeit der völligen Reife des Eies wieder aus demselben „und reihen sich um seine Oberfläche in Form eines einschichtigen

Epithels, des Follicularepithels" (bei *D. Mülleri* ein-, bei *D. denticulatum* mehrschichtig). Gelegentlich des Vergleichs mit denselben Vorgängen am Ascidienei schreibt er noch (S. 43): Bei *Doliolum* „bildet sich aus den das Ei umgebenden Zellen des Keimepithels ein Follikel, von dem kein Material zur Bildung des inneren Follikels (Testazellen) abgeht". Wenn ich diese Ausführungen recht verstehe, so geben nach ULIANIN also die in das Ei aufgenommenen „kleinen Zellen" des Eierstockes die Testazellen, deren nicht verbrauchter Teil austritt und nun als „Follikelepithel" das Ei umhüllt. Die Testazellen selbst und die Follikelzellen stammen also, wie aus diesen Ausführungen deutlich hervorzugehen scheint, (auf dem Wege der Teilung) vom Keimepithel ab. Bei dem Versuch, die sich gegenüberstehenden Ansichten einer intra- und extraovulären Entstehung der Testa- bezw. Follikelzellen zu versöhnen, gerät ULIANIN aber zu dieser seiner einheitlichen Auffassung wohl zum Teil in Widerspruch, wenn er schreibt (S. 43): Die Testazellen „entstehen wahrscheinlich, wie KOWALEWSKY gezeigt hat, von den Zellen des äußeren Follikels (einige Zeilen weiter oben aber: „von dem kein Material zur Bildung des inneren Follikels abgeht") und sind von dem Plasma des Eies aufgenommen worden; einige von diesen Zellen werden wahrscheinlich als Nahrung von der Eizelle verbraucht, während die übrig gebliebenen wieder aus dem Ei auf seine Oberfläche heraustreten und hier zu den Testazellen werden". In einem Nachtrag (S. 137) endlich sucht ULIANIN seine Ansicht mit den inzwischen erschienenen Arbeiten von RAULE (1882, 1883), SABATIER (1884) und FOL (1884), welche alle einen intraovulären Ursprung der Follikelzellen lehren, dadurch in Einklang zu bringen, daß er die im Ei sich findenden Zellen mit grobkörnigem Inhalt als von ihm aufgenommene Keimzellen, die mit hellem Plasma „als vom Keimbläschen abstammende Follicularzellen" deutet.

Wenn ich mir eine Kritik der hier geäußerten Ansichten erlauben darf, so liegen ihnen zweifellos meist völlig zutreffende Beobachtungen zu Grunde, allein sie sind unter dem Einfluß der sich widersprechenden Meinungen anderer zum Teil wohl in irriger Weise zu einander in Beziehung gesetzt; seine klaren Zeichnungen Taf. II widersprechen in vielen Punkten jenen Folgerungen.

Vergleichen wir ferner diese Ausführungen ULIANIN's mit den Ergebnissen, welche wir auf Grund neuerer Arbeiten über die Entstehung der Follikel- und Testazellen bei Ascidieneiern als gesichert betrachten dürfen, so würden sich zu jenen Vorgängen bei *Doliolum*, wie sie ULIANIN mehrfach modifiziert schildert, keine Analogien nachweisen lassen. Die neueren Arbeiten von FLODERUS (1896), BANKROFT (1899) und SALENSKY (1895) bestätigen übereinstimmend durch den Nachweis einer extraovulären Entstehung der Follikel- und Testazellen die älteren von KOWALEWSKY, VAN BENEDEN und JULIN, SEELIGER und vielen anderen. Meine Beobachtungen an dem Ovar von *Doliolum* führten mich ebenfalls zu der Ueberzeugung, daß die Follikelzellen von außen, aus dem Ovar, nicht aus dem Ei stammen, und daß die Testazellen nichts anderes als Follikelzellen sind, die vom Eiplasma aufgenommen wurden. Um mit der letzteren Thatsache zu beginnen, so möchte ich als Beweis folgendes anführen. Es finden sich in Eiern, welche eine gewisse niedere Grenze der Entwickelung noch nicht überschritten haben, keinerlei Zellelemente im Plasma derselben, welche mit den späteren Testazellen als identisch anzusehen wären. Ferner lassen die zahlreich vom Eiplasma in die Follikelzellen ausstrahlenden Pseudopodien eine aktive Aufnahme derselben in die Eizelle direkt erkennen. Endlich ist die histologische Uebereinstimmung der eben als Testazellen aufgenommenen Follikelzellen mit diesen selbst eine äußerst augenfällige.

Der zuerst angeführte Grund schließt nicht aus, daß vor der Einwanderung der Testazellen Elemente im Eiplasma anzutreffen sind, welche den Charakter einer Zelle zu haben scheinen. Es sind schwarze, unregelmäßig begrenzte Körperchen, die meist von einem hellen Hofe umgeben erscheinen. Ich traf sie nur einige Male, besonders in jüngeren Eizellen, vereinzelt an, und dann vornehmlich in der Nähe des Keimbläschens (Taf. XXIII, Fig. 3). Sie dürften wohl mit den von Ulianin (1884) Taf. II, Fig. 10 *pp* gezeichneten Gebilden identisch sein, die vom Keimbläschen ihren Ursprung nehmen. Wir haben es hier, darüber kann kein Zweifel sein, mit jenen Bildungen zu thun, welche von fast allen Autoren, vornehmlich an Ascidieneiern, beobachtet wurden und viele derselben wohl seiner Zeit veranlaßten, eine intraovuläre Entstehung der Testa- bezw. Follikelzellen anzunehmen. Diese Körperchen sind, wie schon früher ausgesprochen, auch nach Floderus (1896, S. 215 ff.), der diesen „intravitellinen Körpern" eine lange Betrachtung widmet, als durch die Kernmembran hinausgewanderte Nebennucleoli anzusehen, deren Bedeutung als dotterbildende Elemente man neuerdings anzunehmen geneigt ist (vergl. Korschelt und Heider 1902, S. 255 ff.). Es lag nicht in meiner Absicht, mich mit histologischen Details überhaupt und im besonderen mit denen des Keimbläschens und seinen Veränderungen zu befassen, weshalb ich auch nicht die Bildung dieser Elemente genauer studiert habe. Allein ihr Auftreten und Aussehen stimmt mit der Beschreibung, welche Floderus (1896, S. 215 ff.) in Ascidieneiern giebt, so überein, daß ihr Vorkommen in den *Doliolum*-Eiern als erwiesen betrachtet werden darf. Was ferner über die Anordnung der Testazellen, über ihr Vordringen in den Dotter zuweilen bis nahe an das Keimbläschen, über ihre histologischen Veränderungen und endlich über das Ausstoßen am reifen Ascidienei bekannt geworden ist, gleicht fast völlig dem, was das *Doliolum*-Ei uns zeigt.

Welche Rolle den Testazellen bei der Entwickelung des *Doliolum*-Embryos zukommt, vermag ich nicht anzugeben. Ebenso ist es mir versagt, mich über das Schicksal des Chorions und des äußeren Follikels auszusprechen. Beim Austreten der Ascidieneier aus dem Ovar bleibt das äußere Follikel mit der Basalmembran im Eierstock zurück. An den *Doliolum*-Eiern dagegen, welche ich in der Kloakalhöhle zuweilen antraf, war ich überhaupt erst im stande, jenes äußere Follikel nachzuweisen, während ich es früher, solange die Eier im Ovar verweilten, nicht beobachtete. Es scheint demnach wohl noch nicht ganz ausgemacht, welche von den Hüllen es ist, die wir, außerordentlich stark spindelförmig gedehnt, bei den Larven antreffen.

Die Ansichten über die Bedeutung der Testazellen (bezw. Follikelzellen) sind, wie bekannt, sehr mannigfache. Das eine scheint nunmehr festzustehen, daß sie nämlich während der Bildung des Embryos von den Blastomeren assimiliert werden, wie für Salpen übereinstimmend von Todaro (1882), Brooks (1893) und Heider (1893 und 1895), für *Distaplia* von Davidoff (1889 und 1891) nachgewiesen wurde, während ihr Anteil am Aufbau des Embryos und des Mantels, wie Salensky behauptet, mehrfach bestritten wird. Floderus (1896), der keine eigenen diesbezüglichen Beobachtungen anstellen konnte, sieht sich veranlaßt, sie als „eine Art von rudimentären Bildungen" anzusehen. Ernährende Bedeutung während der Eientwickelung spricht er ihnen trotz der beobachteten Veränderungen nicht zu. Bancroft (1899), einer der letzten Beobachter, läßt sich darüber (S. 88) folgendermaßen aus: „It is not surprising, therefore, and I think we have no right, a priori, to expect that cells which have worked so hard that they have lost their vitality — cells in which degenerative changes have set in — should be-

come further involved in the developmental processes of the embryo." Ich möchte auf Grund meiner Beobachtungen am *Doliolum*-Ei mit ULIANIN den Follikelzellen ernährende Funktion, und zwar schon während der Eientwickelung, bestimmt zuschreiben. Wie wären sonst wohl ihre Umbildungen zu erklären? Und wozu dann überhaupt das Eiwandern in das Eiplasma? Welche Dienste sie dem Embryo eventuell zu leisten vermögen, darüber vermag ich nichts auszusagen.

Wenn ich Testazellen, obgleich spärlich, in mitotischer Teilung antraf, so wird damit auch für *Doliolum* bestätigt, was DAVIDOFF (1889/91) bei *Distaplia* und MORGAN (1890) für eine Reihe anderer Ascidien nachgewiesen hat. Wie die Testazellen befähigt sind, sich mitotisch zu vermehren, so zeigen auch die Follikelzellen, von welchen sie abstammen, das gleiche Verhalten. Mitosen in den Zellen des „sekundären Follikels" konnten auch VAN BENEDEN und JULIN bei einer Reihe Ascidien nachweisen, ebenso wiederum DAVIDOFF an *Distaplia*, ferner auch SEELIGER (1892) bei *Pyrosoma*. Wenn SALENSKY (1895, S. 496 ff.) zwischen der Bildung der Kalymmocyten durch Immigration einerseits, wie KOWALEWSKY lehrt, und Teilung andererseits, wie VAN BENEDEN und JULIN angeben, einen bedeutenden Unterschied erblickt, so will es mir scheinen, als ob es von untergeordneterer Bedeutung für das Ziel des Prozesses sei, ob vor dem Einwandern der Follikelzellen in das Ei Teilungen stattfinden oder nicht.

Die Entstehung der Follikelzellen bei *Doliolum*, durch Auswandern einzelner Zellen der Ovarialwand, glaube ich sicher beobachtet zu haben. Gegen die von ULIANIN (1884, S. 40 ff.) angegebene Differenzierung aus dem Keimepithel spricht nicht nur ihre periphere Lagerung und Abwesenheit zwischen den Zellen des Keimepithels, sondern auch der Umstand, daß sich keinerlei Uebergangsstadien zwischen den beiden scharf charakterisierten Zellsorten konstatieren lassen.

Die schönen Abbildungen ULIANIN's (1884, Taf. II, Fig. 6, 8 und 9) scheinen denn auch für das Gegenteil der von ihm geschilderten Entstehung aus dem Keimepithel zu sprechen. Die neuere Litteratur über die in Rede stehenden Vorgänge läßt uns leider in dieser Frage im unklaren. FLODERUS (1896) hat keine diesbezüglichen Beobachtungen anzustellen vermocht. Allerdings darf man wohl aus seiner Beschreibung (S. 177) der Entwickelung des Ovars und des Follikels (S. 189) und aus seinen Abbildungen Taf. XX, Fig. 4—6, 7) schließen, daß die Follikelzellen in letzter Linie dem Wandepithel entstammen.

In diesem Zusammenhange darf ich vielleicht noch an das Ovar von *Pyrosoma* und *Salpa* erinnern, wo das einschichtige Follikel, von welchem das zur Ausbildung gelangende Ei umhüllt erscheint, zugleich das Wandepithel des Ovars darstellt und als solches auch den Ovidukt bildet. In den Ovarien von *Doliolum* und der Ascidien nun, in welchen oft eine ganz bedeutende Anzahl Eier gleichzeitig zur Entwickelung gelangen, konnte das einschichtige Wandepithel als ernährendes Follikel nicht mehr genügen; es wurde nötig, jedes einzelne Ei besonders zu umhüllen, was eben folgerichtig dadurch geschah, daß Zellen des Wandepithels zu den Eikeimen auswanderten und sich zu einzelnen Follikeln zusammenschlossen. Wir dürften also dann berechtigt sein, in den bezeichneten Verhältnissen an dem Ovar von *Pyrosoma* und *Salpa* eine ursprünglichere Ausbildungsweise und eine indirekte Bestätigung der geschilderten Entstehung der Follikel bei *Doliolum* zu erblicken. Unter diesem Gesichtspunkte betrachtet, würde sich das Wandepithel von *Doliolum* als „Primordialfollikel" darstellen, die eigentlichen Follikel könnten dann als „sekundäre" bezeichnet werden.

Ergeben sich demnach einerseits bei *Doliolum* eine ganze Anzahl analoger Erscheinungen und Prozesse zum Ascidienei, so fehlen andererseits doch auch nicht specifische Unterschiede, welche das *Doliolum*-Ei charakterisieren. So sind die Follikelzellen, solange sie das in der Entwickelung begriffene Ei umhüllen, abgesehen von jenen bereits in degeneriertem Zustande befindlichen, alle vollkommen gleich gestaltet und lassen keinerlei Scheidung in ein äußeres und inneres Follikel erkennen, wie es an den Eiern mancher Ascidien sich beobachten läßt. Es ist mir auch nicht gelungen, eine strukturlose Follikelmembran zu dieser Zeit aufzufinden. Dagegen konnte ich das Chorion immer nach der Bildung der Testazellen nachweisen, womit ich mich in Bezug auf das zeitliche Auftreten mit den Befunden von VAN BENEDEN und JULIN in Uebereinstimmung befinde, aber im Gegensatz zu FLODERUS stehe, welcher merkwürdigerweise, wie auch KORSCHELT und HEIDER (1902, S. 322) hervorheben, dasselbe vor dem Einwandern der Testazellen entstehen läßt.

An den *Doliolum*-Eiern, die bereits in die Kloakalhöhle ausgestoßen sind, erscheinen die zu einer Lage in der „Gallertschicht" geordneten Testazellen immer gegen das Ei hin durch die Dotterhaut, eine periphere Verdichtung des Eiplasmas, nach außen dagegen durch das Chorion scharf abgegrenzt. Nunmehr tritt auch eine äußerste dritte Hülle auf. Sie entsteht durch Zusammenschluß der degenerierten Follikelzellen, welche vereinzelt dem Chorion noch aufliegen. Innerhalb dieser sind Follikelzellen nicht anzutreffen. Wir werden diese zellige Membran als die „äußere Follikelhülle" ansehen und die Zellen, welche sie zusammensetzen, folgerichtig als „äußeres Follikel" bezeichnen dürfen. Wenn sie am ausgestoßenen Ei noch haftet, ja wahrscheinlich sogar erst gebildet wird, so liegt darin ein weiterer Unterschied gegenüber dem Ascidienei, wo das äußere Follikel im Ovar zurückbleibt.

Charakteristische Eigentümlichkeiten für das Ovar von *D. denticulatum* scheinen einerseits in dem centralen, soliden Zellhaufen des Keimepithels, auf den schon ULIANIN (1884, S. 41) aufmerksam macht, und andererseits in der „Teilungszone" gegeben zu sein[1]). Bemerkt sei, daß ich jenen inneren Kern des Keimepithels auch im Ovar von *D. Nationalis, Gegenbauri* und *Valdiviae* auf Schnitten wiederfand, während, wie gleichfalls ULIANIN hervorhebt, die Eierstöcke von *D. Müller*i und auch, wie ich hinzufüge, von *D. rarum* und *D. Krohni* insofern einfachere Bauart zeigen, als sie diese Scheidung des Keimepithels in einen centralen und peripheren Teil nicht besitzen. ULIANIN (1884, S. 42) sieht in dem inneren Kern ein Reservemagazin, aus dem neues Material zur Umbildung in Eier, sowie zur Ernährung dieser geliefert wird. Bestätigen kann ich die Thatsache, daß nie innerhalb der centralen Masse in der Entwickelung begriffene Eier anzutreffen sind. Jedoch noch auf eins möchte ich hinweisen. Die umschließende Hohlkugel des peripheren Keimepithels wird durch einen schmalen, kugeligen Hohlraum von der centralen Masse getrennt. Nur an der dem Hoden genäherten Seite, an welcher sich auch im äußeren Keimepithel die Teilungszone findet, sieht man zuweilen 1—2 große pseudopodienartige Fortsätze von dem inneren Haufen in den peripheren Mantel hineinragen, wodurch jene kugelige Kluft an dieser Stelle überbrückt erscheint (Taf. XXIII, Fig. 2). Behalten wir diese Thatsache im Auge und fügen noch hinzu, daß im Ovar, wenn das Ende seiner Thätigkeit nahegerückt ist, die centrale Keimzellen-

1) In einem Ovar von *D. denticulatum* mit 16 mehr oder weniger entwickelten Eiern fand ich 3 solcher centraler Keimepithelkerne.

masse einer fettigen Degeneration verfällt, während der periphere Mantel noch erhalten ist, so dürften jene Angaben ULIANIN's vielleicht dadurch eine Bestätigung erfahren.

Es sei gestattet, noch ein kurzes Wort dem Ovar zu widmen, wenn es das Ende seiner Thätigkeit erreicht hat. Aeußerlich betrachtet erscheint das Epithelsäckchen, welches die Eier barg und vorher stark erweitert war, dann leer und zusammengeschrumpft. Auf Schnitten erkennen wir, daß die centrale Keimepithelmasse, soweit sie noch vorhanden ist, fettige Degeneration aufweist. Schwarze Kugeln liegen in Osmiumpräparaten an ihrer Stelle. Von den umhüllenden Keimzellen zeigen einige dieselbe Erscheinung, andere dagegen sind in beginnender Differenzierung zu Eiern begriffen, deren Weiterentwickelung jedoch offenbar unterbleibt; neben ihnen liegen noch spärlich Follikelzellen. Oft trifft man im Ovidukt und neben dem Ovar zu dieser Zeit Zellen, welche denen des Keimepithels gleichen. Es liegt die Vermutung nahe, daß sie auswandern und vielleicht zu Blutzellen sich umwandeln.

Zu dieser Zeit steht der Hoden auf der Höhe seiner Entwickelung. Ich gehe noch mit einigen Worten auf seine Entwickelung ein. Wir verließen die Hodenanlage, nachdem sie sich von der des Ovars abgetrennt hatte und nach vorn stabförmig ausgewachsen war. Der Ausführgang legt sich nun wie der des Ovars der Kloakenwand an. Die umhüllenden Epithelzellen sowohl, welche wir mit SEELIGER (1892) als „Hodenfollikel" bezeichnen können, als auch die Spermatoblasten, gleichen noch vollkommen den gleichen Elementen der Ovaranlage. Indem der Hoden nun infolge energischer mitotischer Teilung beider Zellsorten weiter nach vorn wächst — bei *D. denticulatum* bis in den 1. Intermuskularraum hinein — nimmt gleichzeitig auch sein Querschnitt zu, und zwar unter Bildung eines Lumens im Innern. Wie ULIANIN (1884, S. 44) zutreffend angiebt, beginnt nunmehr die Entwickelung der Spermatozoen, worin der hintere Abschnitt dem vorderen vorauseilt. Die Spermatogenese habe ich nicht verfolgt. (Ueber die bei den einzelnen Arten verschiedene Ausbildung und Lagerung des Hodens vergleiche weiter unten S. 226).

Das Herz.

Wie erwähnt, lassen sowohl GROBBEN (1882, S. 45) als auch ULIANIN (1884, S. 63 ff. und 93 ff.) das Herz der Knospen aus einer im Stolo gegebenen Anlage mesodermaler Abstammung hervorgehen. Von GROBBEN wurde die Herkunft des Zellstranges, von welchem es gemeinsam mit den Muskeln entstehen soll, nicht angegeben. Ich versuchte ihn (S. 127 ff.) als Abkömmling des Larvenherzens nachzuweisen. ULIANIN hat diese Zellgruppe übersehen. Er läßt das Herz der Knospe von dem Mesodermzellenhaufen entstehen, welcher, wie GROBBEN und ich nachwiesen, in Wirklichkeit die Nervensystemanlage repräsentiert. Nach den Angaben dieses Forschers unterscheidet man daher in den jüngsten Knospen aller Generationen außer den Anlagen des Nervensystems, der Pharyngealhöhle, der Genitalorgane und Muskeln auch eine solche des Herzens.

Untersucht man Knospen, welche unlängst sich fixiert haben, so überzeugt man sich jedoch bald, daß von einer Herzanlage nichts zu sehen ist (Taf. XX, Fig. 1 und 2). Ein relativ großer, abgerundeter Zellkomplex, wie ihn ULIANIN z. B. in der unlängst fixierten Knospe von *D. Mülleri* Taf. XI, Fig. 2 zeichnet, ist in der That nicht vorhanden. Uebrigens weist

Ulianin selbst (S. 96) auf die Unzulänglichkeit seiner diesbezüglichen Untersuchungen mit den Worten hin: „Ueber die Bildung des Herzens aus seiner Anlage besitze ich keine detaillierten Beobachtungen."

Zur Zeit, wo die primitive Pharyngealhöhle mit dem spaltförmigen Lumen dorsal zwei flügelförmige Divertikel entsendet, nach hinten den Darmtraktus knospt und ventral die Endostylrinne auszubilden beginnt, tritt auch an ihrer ventralen Wand, zwischen Endostyl- und Darmanlage, eine schwache, solide Auftreibung hervor, in welcher sich bald darauf ein winziges Lumen zeigt (Taf. XX, Fig. 4); es ist das primitive Herzbläschen. Nicht nur am aufgehellten Totoobjekt, sondern auch auf Schnitten läßt es sich leicht als eine Aussackung der ventralen Pharyngealhöhlenwand konstatieren (Taf. XXI, Fig. 6, 10, 13). Daß diese Vorbuchtung ursprünglich solide war und erst sekundär ein Lumen erhielt, beweist der Umstand, daß eine Kommunikation zwischen dem Hohlraume der Pharyngealhöhle und dem Lumen des Bläschens nicht besteht, sondern beide durch eine Zellbrücke, der ausgestülpten Wand angehörend, getrennt sind.

Wenn sich bis dahin die Zellen im Umkreise des Lumens gleich hoch erweisen (Taf. XX, Fig. 11), sehen wir, daß nunmehr die ventralen sich abflachen (Taf. XX, Fig. 12). Das Lumen erhält länglich-dreieckige Gestalt. Inzwischen haben sich die dorsalen Zellen, welche, einem Propf gleich, das Bläschen gegen den Pharyngealraum hin verschließen, schärfer von ihren pharyngealen Nachbarzellen abgesetzt, worauf das Bläschen seinen Verband mit dem Mutterboden aufgiebt. Gleichzeitig aber gewahren wir, wie auch gegen das Lumen hin dieselben Zellen mit schärferen Konturen von den übrigen sich abzuheben beginnen (Taf. XX, Fig. 13) und ihrerseits ebenso zu einer einheitlichen, knopfförmigen Bildung zusammentreten, wie die Zellen, welche den Hohlraum umschließen (Taf. XX, Fig. 14). So ist die vom Mutterboden abgeschnürte Ausstülpung der ventralen Pharyngealwand in zwei Bildungen zerfallen, in ein Bläschen und in einen knopfförmigen Aufsatz auf diesem, in welchem ein kleiner Teil des ursprünglichen Lumens abgefangen erscheint. Diese letztere Bildung, den „hellen runden Knopf", hat schon Gegenbaur bei Larven beobachtet. Von den Autoren hat er die verschiedenste Beurteilung erfahren. Während es Gegenbaur schien, als ob dieser Teil (1855, S. 308) „den für das ganze Organ vorzüglichsten Ort der Befestigung abgäbe, hielt ihn Grobben (1882, S. 21, Anm.) für die stark gewölbte Pericardialwand. Ulianin (1884, S. 61) endlich betrachtet „diese Auftreibung als die hervorragenden Ränder der Einstülpungsöffnung, die zur Bildung des Herzschlauches führte. Später scheint diese Einstülpungsöffnung vollkommen zu verschwinden."

Wir werden diesen knopfförmigen Aufsatz, wie sich aus der weiteren Entwickelung ergiebt, folgerichtig als „Epicardium" zu bezeichnen, das Bläschen hingegen als Pericard anzusehen haben.

Wenn der Knopf nach seiner Genese ursprünglich der verdickten dorsalen Wand des Pericardialsäckchens fest aufsitzt, sehen wir ihn weiterhin von der letzteren dadurch abrücken, daß diese sich schwach rinnenförmig gegen das Lumen des Pericards vorwölbt (Taf. XX, Fig. 15). Dazu kommt noch, daß die knopfförmige Bildung der beständigen Größenzunahme des Pericardialsäckchens nicht zu folgen vermag, so daß der Zusammenhang zwischen ihr und dem Pericard gelöst erscheint. Beide sind durch einen Spaltraum der primären Leibeshöhle getrennt.

Dieser wird alsbald dadurch von der letzteren zum größten Teile abgegrenzt, daß sich eine strukturlose Membran zwischen den Rändern der rinnenförmigen Einstülpung des Pericardialbläschens und dem über ihm befestigten knopfförmigen Epicard ausbildet. Nur an zwei sich gegenüber liegenden Orten, den Enden der Rinne, steht dieser abgefangene Raum der primären Leibeshöhle mit dieser selbst in Kommunikation. Er stellt das Herzlumen dar (Taf. XX, Fig. 15, 16 *hzh*), welches somit, durch Einstülpung der dorsalen Wand des Pericardialbläschens entstanden, einen Teil der primären Leibeshöhle repräsentiert, wogegen der Hohlraum des Pericards (*pch*) und Epicards (*eph*) als abgeschnürte Teile der Pharyngealhöhle anzusehen sind. Die dorsale, eingestülpte Wand des Pericardialsäckchens wird zur Herzwand, zum Myocard (*mc*).

Was nun die weitere Entwickelung des Organs anlangt, so schreitet unter Abflachung der Zellwände die erhebliche Größenzunahme des anfangs nahezu kugeligen Bläschens weiterhin nicht allseitig gleichmäßig fort. Sie führt darum zur Ausbildung eines länglich-ovalen Sackes, dessen Längsachse schräg von links-vorn nach rechts-hinten zu der des Tieres gerichtet ist. Dabei flacht sich das knopfförmige Epicard allmählich vollständig ab. Es erscheint bald als eine an der Dorsalseite des Organs gelegene zellige Platte, in welcher wir das von GROBBEN (1882, S. 20) zuerst beobachtete „Mittelfeld“ vor uns haben. Seiner Genese nach ist es natürlich eine Doppelplatte, deren dorsale Wand „ein Pflasterepithel von polygonalen Zellen“ darstellt GROBBEN, S. 20, Taf. II, Fig. 13), deren ventrale dagegen aus äußerst abgeflachten, langgestreckten Zellen sich aufbaut (Textfig. 17 *pc'* und *h*). Das platte Lumen (*eph*) zwischen beiden ist auf ein Minimum reduziert und oft nur schwer nachzuweisen.

So besteht also das *Doliolum*-Herz (Taf. XX, Fig. 16) aus einem allseitig geschlossenen Pericard (*pc*) (einem oben schwach eingedrückten Gummiball vergleichbar), dessen dorsale Wand, rinnenförmig eingestülpt, zur Herzwand (*hz*), zum Myocard, wurde. Die Herzhöhle (*hzh*), ein Teil der primären Leibeshöhle, die mit dieser selbst durch 2 Ostien dauernd in Verbindung steht, erhält ihren dorsalen Verschluß durch die ventrale Wand des Epicardiums (*ep*) nebst einer strukturlosen Bindegewebsmembran (*bm*).

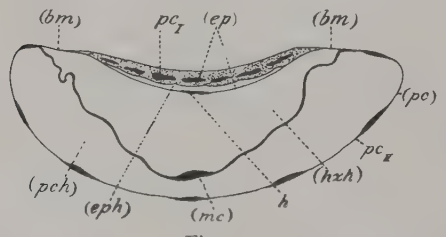


Fig. 17.

Wenn wir mit diesen Befunden die Angaben vergleichen, welche die Autoren über den Bau des *Doliolum*-Herzens machen, so ergiebt sich wenig Uebereinstimmung. Sowohl GROBBEN (1882) als auch ULIANIN (1884) dürften, da sie die Entwickelung des Organs nicht verfolgen konnten, die Anatomie desselben verkannt haben. Dem wirklichen Sachverhalte ist zweifellos GROBBEN am nächsten gekommen. Ich erlaube mir deshalb, den nebenstehenden optischen Querschnitt (Textfig. 17) durch das Herz einer Amme von *D. denticulatum* aus seiner Abhandlung (1882, Taf. II, Fig. 12) etwas vergrößert zu reproduzieren, weil er zeigt, daß GROBBEN den Bau des Herzens zeichnerisch völlig zutreffend wiedergiebt, wohl aber irrig interpretiert haben dürfte. Die mit *pc'* bezeichnete dorsale Wand des Epicardiums wird von GROBBEN als dorsale Wand des Pericards angesehen, die ventrale (*h*) dagegen, „in der man nur selten einen Kern findet“ (S. 21), als dorsale Herzwand, weil er nämlich der Meinung ist, daß das Herz „ein langgestreckter Schlauch ist, welcher in einem gleich geformten Pericardialsinus eingeschlossen liegt“, ein Verhalten,

welches bei keinem Tunicatenherzen sich verwirklicht findet[1]). Deshalb giebt er auch an, der Pericardialsinus sei in zwei Räume getrennt, „von denen der bereits erwähnte dorsale sehr schmal und eng ist (das Epicardlumen, *eph*), der ventrale hingegen (das wirkliche Pericardlumen, *pch*) eine bedeutende Ausdehnung besitzt". Ferner vermutet er wieder aus jenem Grunde, daß es zwei aneinander gelötete Membranen (*bm*) sein müssen, welche von den Einstülpungsrändern des Pericards zum Epicard hinziehen, obschon er nicht im stande war, „die beiden dünnen, übereinander liegenden Membranen getrennt nachzuweisen", da es eben, wie die Entwickelungsgeschichte des Organs zeigt, nicht zwei sind, sondern nur ein strukturloses Häutchen ist. GROBBEN mußte auf Grund seiner Vorstellung von 2 einander umgebenden Säcken auch annehmen, daß die Muskelfasern auf der dorsalen Seite des Herzschlauches ringförmig geschlossen seien. Auf diesen Irrtum macht ULIANIN (1884, S. 25) aufmerksam. Wir können Muskelfasern ja nur dort antreffen, wo die obere Wand des Pericardialsäckchens zum Myocard sich rinnenförmig einstülpte. Da diese Einstülpung jedoch ziemlich flach bleibt, und besonders ihre Oeffnung breit klafft, ist es nahezu die ganze Dorsalseite des Herzens (ventrale Epicardialwand und Bindegewebshülle), welche der Muskelfasern entbehren muß. Daß die Muskelfibrillen auch des *Doliolum*-Herzens deutlich quergestreift sind, sei hier beiläufig hervorgehoben, da diese Thatsache bisher übersehen worden war.

Um nun auch mit einigen Worten auf die ULIANIN'sche (1884, S. 24, 25) Beschreibung des *Doliolum*-Herzens einzugehen, so sei nur bemerkt, daß auch er einen Herzschlauch sich vorstellt, der in einem, konsequenterweise mit 2 Oeffnungen versehenen Pericard eingebettet und an seiner Dorsalseite mit diesem verwachsen sein soll. Das „Mittelfeld" GROBBEN's gehört nach seiner Meinung nicht dem Pericard an — dieses besteht dorsal wie ventral in gleicher Weise aus sehr abgeflachten Zellen — sondern liegt im Innern des Herzschlauches, dicht an seiner Dorsalwand (S. 25), und scheint mit der letzteren durch einen Stiel verbunden zu sein. So dürfte die ULIANIN'sche Auffassung vom Bau des Herzens sich vom wirklichen Sachverhalte noch mehr entfernen.

Die vorstehenden Angaben und die betreffenden Zeichnungen (Taf. XX, Fig. 11—16) beziehen sich auf die Entwickelung des Herzens in den Knospen von *Doliolum*. Ich hob indessen schon (S. 124) hervor, daß die Ausbildung des Herzens und Pericards in der postembryonalen Entwickelung von *Doliolum* genau ebenso verläuft wie in den Knospen, und daß ich darin auch einen der Gründe dafür erblicke, daß das Herz der *Doliolum*-Larven auch aus der Pharyngealhöhle sich abschnürt und nicht aus einem Mesodermzellenhaufen hervorgeht, wie ULIANIN (S. 61) lehrt. Wenn dieser Forscher fernerhin bei Larven das Auftreten einer Doppelblase an dem primitiven Herz-(Pericard-)Bläschen beobachtete, so kann ich ihm hierin beistimmen, allein ich habe nie eine so tiefe Einstülpung mit aneinander stoßenden Rändern beobachtet, wie sie ULIANIN Taf. VI, Fig. 15 wiedergiebt.

Die oben geschilderte Thatsache der Entstehung des Herzens in den Knospen von *Doliolum* als Ausstülpung der ventralen Pharyngealwand kann uns ebensowenig verwunderlich erscheinen, als die der Entwickelung der Kloakalhöhle aus einer paarigen Invagination, wenn wir

1) Auf Taf. IV, Fig. 22 bildet GROBBEN auch völlig zutreffend die Herzanlage einer jungen Larve von *D. Mülleri* ab, wobei er den einzelnen Teilen des Organs aber wieder jene Deutung zu teil werden läßt, weshalb wohl von ULIANIN (1884, S. 60) die Zeichnung völlig mißverstanden wurde (vergl. meine Anmerkung S. 129).

bedenken, daß auch in den Knospen der übrigen Dolioliden das Herz aus der Pharyngealhöhle sich abschnürt, wie ja auch deren Kloakalhöhle paarig sich einstülpt. Es wäre im Gegenteil höchst auffällig, wenn beides bei *Doliolum* sich so verhielte, wie es bisher beschrieben wurde. Bei *Anchinia* war es KOROTNEFF (1884) zuerst, welcher die Abstammung des Herzens von der Pharyngealhöhle erkannte. Allerdings hat er dabei wohl darin geirrt (worauf schon SEELIGER 1885, S. 36 hinweist), daß er das Herz aus der Pharyngealhöhle sich abschnüren, das Pericard aber von einzelnen Zellen entstehen läßt, die er von der Wand des Endostyls ableiten möchte. Von BARROIS (1885) ist die Entstehung des Pericardialsäckchens aus der Pharyngealhöhle bei *Anchinia* ebenfalls beschrieben, bezw. bestätigt worden, während es wiederum KOROTNEFF (1891) war, welcher dieselbe Entstehung des Organes auch bei *Dolchinia* nachwies. Bestimmte Angaben über die weitere Ausbildung vermissen wir jedoch bei beiden Autoren.

Werfen wir nunmehr noch auf die Abstammung des Herzens in anderen Tunicatengruppen einen Blick, so werden wir wieder Embryonalentwickelung und Knospung auseinanderzuhalten haben. Während in den Embryonen der Ascidien, was SEELIGER (1885, S. 36 ff.) zuerst nachwies, das Herz sicher aus dem Kiemendarm hervorgeht, wird es bei den Pyrosomen aus dem rechten Cölomsacke (bei dem Cyathozooid), bezw. aus seiner Fortsetzung, dem rechten Pericardialstrange (bei den 4 primären Ascidiozooiden) abgeleitet. Bezüglich der Herkunft des Herzens in den Salpenembryonen sind die Angaben noch sehr einander widersprechend. So giebt SALENSKY (1876, 1882) eine mesodermale Entstehung an, wohingegen KOROTNEFF (1895, 1897) und HEIDER (1895) glauben, die Abstammung vom entodermalen Kiemendarme aus beobachtet zu haben. Da die Angaben über die Keimblattnatur des Herzens in den Knospen der Tunicaten außerordentlich auseinander gehen, worauf bereits (S. 133 ff.) zum Teil eingegangen wurde, soll diese hier nicht mehr näher erörtert werden.

Wenn wir dagegen die Bildungsweise des Herzens und Pericards aus seiner primitiven Anlage überblicken, so zeigt sich insofern durch den ganzen Stamm der Tunicaten hindurch Einheitlichkeit, als immer das Herz aus der rinnenförmigen Einstülpung des Pericardialsäckchens hervorgeht, und also sein Hohlraum einen Teil der primären Leibeshöhle darstellt. Der Verschluß der Einstülpungsöffnung wird hingegen in ganz verschiedener Weise bewerkstelligt. Bei den Knospen von *Pyrosoma* erfolgt er einfach dadurch (SEELIGER, 1885, S. 41), daß die Einstülpungsränder sich dem Kiemendarme fest anlegen. Bei den Salpen verschließt nach HEINE (1903) die ganze Oeffnung eine „Herzraphe", die, meist strukturlos, „durch Differenzierung der in der primären Leibeshöhle vorkommenden zarten Mesenchymfasern entsteht" (S. 444), oder wie bei *Salpa democratica* sich zellig, „als direkte Fortsetzung der endothelialen Gefäßwand" erweist (S. 463). Endlich bei Ascidien wird, wie VAN BENEDEN und JULIN (1887) gezeigt haben, der Verschluß des Herzens durch das Epicard bewerkstelligt, durch den nach Abschnürung des Pericardialbläschens von dem Kiemendarm übrig bleibenden Blindsack, der sich nunmehr der Dorsalseite des Herzens so dicht anlegt, daß seine ventrale Wand den Herzspalt vollständig verschließt.

Es sei daran erinnert, daß bei *Doliolum* die dorsale Abgrenzung der pericardialen Einstülpung in einer Weise zu Wege gebracht wird, welche zwischen der bei Salpen und Ascidien die Mitte hält, indem sich gleichzeitig sowohl die ventrale Wand eines hohlen, zelligen Gebildes, als auch eine strukturlose Membran beteiligen. Die von mir als „Epicard" bezeichnete,

anfangs knopfförmige, später platte Bildung ist gleichfalls wie bei Ascidien ein Abkömmling der Pharyngealhöhle, wenn sie sich auch in den Larven von *Doliolum* nicht wie in den Embryonen der Ascidien an der Bildung des Stolo prolifer beteiligt. Jedenfalls aber ist das Herz inklusive Pericard und Epicard auch bei *Doliolum* ursprünglich eine einheitliche Bildung wie bei Ascidien, und das Epicard tritt auch bei ihm als selbständiges Gebilde auf, wenn sich das primitive Pericardialbläschen von seinem Mutterboden, der ventralen Pharyngealhöhlenwand, abschnürt (Taf. XX, Fig. 13).

Die Lateralsprossen.

Die Entwickelung der Geschlechts- und Mediansprossen verläuft bis auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane, welche in den letzteren unterbleibt, durch alle Stadien so vollkommen gleich, daß das, was für die eine Sproßform gilt, auch bei der anderen sich wiederfindet. Das Produkt derselben Entwickelung sind dann die völlig identisch gebauten Formen, die nur durch die Abwesenheit der Geschlechtsorgane beim Pflegtier (dem Mediansproß) und den Besitz seines zeitlebens persistierenden Ventralfortsatzes, des ursprünglichen Sprossenstiels, voneinander unterschieden werden können.

Dagegen haben die Lateralsprossen in ihrer Körperform mit der Tönnchengestalt der beiden anderen Formen nichts gemein. Schon Gegenbaur (1855, S. 289), der sie auffand, verglich sie „mit einem ziemlich tief ausgehöhlten Löffel“. So abweichend gebaute Formen müssen natürlich auch das Endergebnis einer Entwickelung sein, welche sich von der der beiden anderen Sproßarten erheblich unterscheidet, um so mehr, als ja, wie wir sahen, auch in diesem Falle das Material, welches diese Ausgliederung erfährt, genau dasselbe ist, wie das der Median- und Geschlechtsknospen.

Beschreibungen von Lateralsprossen verdanken wir Gegenbaur (1855), Keferstein und Ehlers (1861), ferner Grobben (1882) und auch Ulianin (1884). Grobben gebührt das Verdienst, den Bau dieser eigentümlichen Formen zuerst richtig erkannt und eingehend beschrieben zu haben. Es war die Thatsache, daß den ausgebildeten Lateralsprossen ein Kloakenraum fehlt, die Kiemenspalten also direkt nach außen führen, sowohl Gegenbaur, als auch Keferstein und Ehlers verborgen geblieben. Wenn nun Grobben selbst einige Stadien von Lateralsprossen beschrieben und Ulianin ihre Entwickelung verfolgt hat, so wird es doch nötig sein, auf einige unerwähnt gebliebene Punkte der ziemlich komplizierten Verhältnisse aufmerksam zu machen. Ich werde hierbei nicht wie bisher die einzelnen Organe getrennt in ihrer Ausbildung verfolgen, sondern versuchen, auf den einzelnen Stadien ihre Veränderungen neben einander und ihre gegenseitigen Beziehungen zu charakterisieren, und zwar unter stetem Hinweis auf die Verhältnisse, welche auf den gleichen Entwickelungsstufen bei den Geschlechts- bezw. Mediansprossen herrschen. Die gesamte Entwickelung ist hauptsächlich von der abweichenden Ausbildung der Kloakalhöhle auf späteren Stadien beherrscht, weshalb sich ihr unser Hauptaugenmerk zuwenden wird. Bemerkungen über die Entwickelung anderer Organe sollen nur so weit Platz finden, als diese charakteristisch für die Lateralsprossen ist.

Wie bereits ausgeführt wurde, gleichen die jüngsten lateralen Sprossen völlig den Median- und Geschlechtsknospen. Auch die Entstehung der Kloakalhöhle aus zwei dorsolateralen Ektodermeinstülpungen verläuft an jenen in der gleichen Weise, ebenso die des Herzens. Wir dürfen noch weiter gehen. Die Pharyngealhöhle umgreift ebenso wie dort bald mit zwei dorsalen Divertikeln die Nervensystemanlage. Bemerkenswert ist es aber, daß sich die ersteren an den Seiten der Nervenmasse viel höher hinaufschieben als bei Geschlechts- und Medianknospen (vergl. Taf. XXI, Fig. 12 und 5 *phd*). In der ventralen Mediane der Pharyngealhöhle gelangt wiederum der Endostyl zur Ausbildung, nach hinten wölbt sich die Anlage des Darmtraktus aus ihr hervor (Taf. XXII, Fig. 1). Eins aber fällt an der Pharyngealhöhle der jungen Lateralsprosse beim Vergleich mit den Geschlechts- und Medianknospen besonders auf, was für den weiteren Verlauf der Entwickelung von einschneidender Bedeutung ist. Die Hinterwand der Pharyngealhöhle, markiert durch den Verlauf der beiden Vorwulstungen jederseits der Anlage des Darmtraktus, stellt nicht eine von hinten-oben nach unten-vorn gerichtete Lamelle dar, wie in den anderen beiden Knospensorten, sondern verstreicht umgekehrt von vorn-oben nach hinten-unten. Dies hat seinen Grund zum Teil sicher darin, daß die Dorsalseite der Lateralknospe gegenüber der ventralen und im Gegensatz zur Rückenseite der Geschlechts- und Mediansprossen stärker in die Länge wächst. In den letzteren Knospen ist es umgekehrt gerade die ventrale Seite. Die Dorsalseite der jungen Lateralsprossen erscheint in ihrer Gesamtheit wie nach vorn verschoben, so daß beispielsweise die Nervensystemanlage am Mundpol um so stärker sich vorbuchtet, je älter die Knospe ist (Taf. XXII, Fig. 1—7). Der Durchbruch der Mundöffnung, der bei Geschlechts- und Mediansprossen den vordersten Punkt der Knospe bezeichnet, erweist sich infolgedessen hier unter die Nervenmasse zurückgezogen. Oder wollen wir das Herzbläschen zum Maßstabe dieser Verschiebung zwischen ventral und dorsal wählen, so zeigt sich, daß es in den Lateralknospen gegenüber der Kloakaleinstülpung (Taf. XXII, Fig. 1), in den beiden anderen Knospenarten aber beträchtlich vor ihr gelegen ist (Taf. XX, Fig. 4—6).

Wenn nun wieder die ventral gerichteten Peribranchialeinstülpungen (*pr*) längs jener Vorwulstung der hinteren Pharyngealwand vordringen (Taf. XXII, Fig. 1—3), so ist klar, daß es zur Ausbildung so gewaltiger Divertikel, die in Geschlechts- und Medianknospen mit ihren blinden Enden bis vor den hinteren Abschnitt des Endostyls gelangen, nicht kommen kann, da ja der Winkel, wenn wir so wollen, welchen dort die schräg gestellte Hinterwand der Pharyngealhöhle mit der Ventralfläche der Knospe bildet (Taf. XX, Fig. 5 *pr*), und in den die peribranchialen Ausstülpungen vordringen, in Lateralknospen infolge der entgegengesetzten Lage der Pharyngealhöhlenhinterwand nicht existiert. Die ventralen Säcke bleiben auch späterhin bedeutend kleiner als dort.

Außer dieser abweichenden Stellung der Hinterwand der Pharyngealhöhle konstatieren wir stark abweichende Konturen an der Anlage des Darmtraktus. Sie erscheint zunächst in den jüngeren Lateralknospen in mächtigerer Ausbildung als in gleich entwickelten Sprossen der beiden anderen Knospensorten, so daß sie den gesamten Endabschnitt des Lateralsprossen fast in seiner ganzen Breite erfüllt (Taf. XXII, Fig. 1, 2). Der primitive Darmtraktus ist besonders in der Querrichtung der Knospe ausgedehnt, während dort (in Geschlechts- und Mediansprossen) sein Längsdurchmesser schräg nach hinten gerichtet erscheint. Da der Boden der vereinigten Peribranchialeinstülpungen nun auch hier wieder den Konturen des Darmtraktus folgt, nachdem

ebenso wie in Geschlechts- und Medianknospen der hintere verjüngte Abschnitt der Nervenmasse von ihm verdrängt worden ist, kann der kloakale Hohlraum viel weniger tief in die Knospe vordringen als dort (Taf. XXII, Fig. 1, 2). Jetzt knospt der breite, kastenförmige Magen an seiner Dorsalseite den späteren Enddarm, ein sehr kurzes Divertikel (*ed*), welches mit dem Boden der Kloakalhöhle verlötet und diesen nun so stark von dem Magen weg gegen die Einstülpungsöffnung drängt, daß von einem kloakalen Hohlraume überhaupt nichts mehr übrig bleibt (Taf. XXII, Fig. 3).

Inzwischen hat die Kloakaleinstülpung auch ein dorsales, nach vorn gerichtetes Divertikel getrieben, welches zunächst bei seinem weiteren Vordringen die Nervenmasse bis zu einer gewissen Grenze verdrängt, sich aber schließlich ebenso wie in den Geschlechts- und Medianknospen gabeln muß (Taf. XXII, Fig. 9 *clt*). Während diese 2 Blindsäcke jedoch in Geschlechts- und Medianknospen entlang den beiden flügelförmigen Divertikeln der Pharyngealhöhle vordringen und das große Ganglion von hinten umfassen, stoßen dieselben in lateralen Knospen auf diese dorsalen Aussackungen der Pharyngealhöhle (*phd*) auf, da die letzteren sich, wie erwähnt, in diesen Sprossen weiter dorsal am Ganglion hinauf vorgewölbt haben als dort (Taf. XXII, Fig. 2 *clt*). Die Divertikel müssen schließlich dem Vordringen der kloakalen Tuben weichen, diese letzteren selbst aber werden dadurch aus ihrer nach vorn gerichteten Bahn abgedrängt. Sie schieben sich quer (gegen den Endostyl hin) ins Innere der Knospe hinein, immer die dorsale Wand der Pharyngealhöhle (mitsamt ihren dorsalen Divertikeln) vor sich her drängend, bis diese nahezu auf den Endostyl auftrifft (Taf. XXII, Fig. 3—5 *clt*). Das Lumen der Pharyngealhöhle scheint auf ein Minimum reduziert, da namentlich auch die Hypophysis des Ganglions der Lateralsprossen eine mächtige Ausbildung erlangt. Die dorsale Wand der Pharyngealhöhle ist infolge dieser bezeichneten Entwickelung der dorsalen Kloakaltuben außerordentlich stark dreimal gefaltet. Die vorderste der Falten, welche in den pharyngealen Hohlraum vorspringt, wird bedingt durch die Hypophysis, sie verschließt nahezu die Mundöffnung (Taf. XXII, Fig. 2, 3 *hf*). Die mittlere und tiefste haben die dorsalen Kloakaltuben durch ihr Vordringen erzeugt (Taf. XXII, Fig. 3—5), die letzte und schwächste ist infolge des kräftigen Wachstums der ventralen Peribranchialtaschen entstanden.

Wenn wir bisher besonders die dorsalen Kloakaldivertikel sich außerordentlich stark falten und ihre Lumina zu schmalen Spalträumen werden sahen, so können wir nunmehr eine Entwickelung verfolgen, welche der bisher beobachteten gerade entgegengesetzt verläuft und die „Entfaltung“ (Ausfaltung) aller jener engen tüten- und taschenförmigen Einstülpungen zum Ziele hat. Würde uns die Aufgabe, aus einem Taf. XXII, Fig. 5 abgebildeten Stadium den Taf. XXII, Fig. 6 wiedergegebenen Sproß zu formen, so dürfte durch einen Zug, auf die Dorsalseite in der Längsrichtung der Knospe nach entgegengesetzten Richtungen ausgeübt, die wesentlichste Formveränderung herbeigeführt sein. Wir rissen dann sowohl die ventralen Peribranchialtaschen, als auch die dorsalen Tuben ihrer Länge nach samt der sie überkleidenden Körperepidermis auf, um zu jener „entfalteten“ Form zu gelangen. Und in der That, was sich nunmehr abspielt, verläuft nicht anders.

Wenden wir uns zunächst den ventralen Taschen zu!

Wir fanden den Boden des Kloakalraumes sattelförmig so stark gegen die Einstülpungsöffnung vorgewölbt, daß er diese geradezu verschließt (Taf. XXII, Fig. 3). Zwei ventral gerichtete Spalträume führen von hier jederseits in die ventralen Taschen (Taf. XXII, Fig. 8 *pr*);

ein schlitzförmiger Hohlraum innerhalb der dorsalen Divertikel, der sich weiter hinten gabelt, zieht außerdem nach vorn und ins Innere der Knospe. Die Ausbildung des Enddarmes und die enorme Entwickelung des Magens hat aber nicht nur jenes Anpressen des Bodens der Kloakalhöhle an die Egestionsöffnung zur Folge gehabt, sondern auch bedingt, daß die äußeren Wände der ventralen Taschen (nahe der Egestionsöffnung) an die Epidermis gedrückt wurden und hier wohl mit ihr verlöteten. Stellen wir diesen Abschnitt der Knospe scharf ein, so bemerken wir, daß hier ein deutlicher Riß auftritt, welcher auf älteren Stadien allmählich gegen die Ventralseite zu weiter fortschreitet und die (ventralen) Peribranchialtaschen ihrer Länge nach öffnet (Taf. XXII, Fig. 3, 5 *pr'*). Frontal geführte (zur Längsachse der Knospe parallele) Schnitte zeigen, daß wir es nachdem thatsächlich nicht mehr mit geschlossenen Taschen (Taf. XXII, Fig. 10—12 *pr'*), sondern mit muldenförmigen Vertiefungen der Körperepidermis zu thun haben, die eben dadurch zu stande kamen, daß die äußere Wand der Tasche und die mit ihr verlötete Epidermis aufgetrennt und auseinander gezogen wurden. So gelangt zunächst der After frei an die Oberfläche der Knospe (Taf. XXII, Fig. 5—7), was gerade für die Lateralsprossen in hohem Grade charakteristisch ist. Ferner liegt auch dem Magen und Oesophagus jetzt nicht mehr jederseits ein geschlossener (Peribranchial-) Sack an, sondern beide Organe erscheinen unmittelbar unter der Epidermis der Knospe, wobei die ihnen anliegenden muldenförmig vertieften Partien des Ektoderms vorher die inneren Wände der peribranchialen Taschen darstellten (Taf. XXII, Fig. 14 *pr'*).

Während in dieser Weise das Oeffnen der ventralen Peribranchialtaschen nach ihren blinden Enden zu fortschreitet, setzt an den dorsalen Divertikeln (*clt*) derselbe Prozeß ein. Von der Egestionsöffnung ausgehend und successiv nach hinten fortschreitend, verlöten die äußeren Wände der Tuben mit der Epidermis, worauf das Aufreißen der verlöteten Stellen erfolgt. Frontalschnitte geben uns über die eigentümlichen Verhältnisse wiederum am besten Aufschluß. Schneiden wir (parallel zur Längsachse des Tieres) Stadien, an welchen die dorsalen Tuben jederseits bereits geöffnet sind, in der Nähe der Egestionsöffnung (Taf. XXII, Fig. 10), wo der Hohlraum der dorsalen Kloakaltube sich noch nicht gegabelt hat, so erscheint die Knospe an dieser Stelle völlig wie in zwei isolierte Hälften zerteilt, weil eben jederseits das Divertikel aufgeschlitzt wurde. Weiter hinten (Taf. XXII, Fig. 11), wo der Hohlraum sich gegabelt hat, führt ebenfalls noch je eine seitliche Oeffnung in die beiden getrennten Schlitzräume (Falten, *clt'*) hinein. Die dorsalen Tuben waren jedoch noch nicht bis in ihre blinden Enden hinein aufgeschlitzt (Taf. XXII, Fig. 12), das zeigen die beiden geschlossenen, langgezogenen Räume (*clt*), deren äußere Wänden dicht der Epidermis anliegen. Auch die ventralen Falten (die ehemaligen Peribranchialräume) besitzen nahe ihrem blinden Ende noch ein Stück wirklicher Taschen (Taf. XXII, Fig. 13 *pr*).

Ist das Aufreißen der dorsalen Kloakaldivertikel nahezu vollzogen, und der gewaltige Ueberdruck, der auf der dreimal gewaltsam gefalteten Pharyngealhöhlenwand ruhte, somit beseitigt, so muß sich die in der letzteren gespeicherte Spannung formgestaltend bethätigen. Die dorsale Wand der Pharyngealhöhle drängt die aufgeschlitzten Wände der tiefen kloakalen Einstülpungen nach außen vor und entfaltet die Mulden. Der gesamte vordere, dorsal gelegene Knospenabschnitt erhält eine veränderte Lage. Das Ganglion rückt weit voraus in die Spitze der Knospe, die Mundöffnung an der Ventralseite mehr nach hinten (Taf. XXII, Fig. 6, 7).

Auch während des Ausfaltens der aufgeschlitzten dorsalen Kloakendivertikel bleibt die Wand der Pharyngealhöhle wie vorher mit den nach innen gelegenen Wänden jener (früheren) Tuben im Zusammenhang. Das Epithel beider aneinander liegender Wände bleibt verdickt, es erscheint nach der Entfaltung, vom Oesophagus nach dem Ganglion hin verstreichend, an jeder Seite der Knospe in Form eines dicken Zellstreifens. Hier gelangen natürlich die Kiemenspalten zum Durchbruch (Taf. XXII, Fig. 15, 16), welche also die Pharyngealhöhle direkt mit der Außenwelt in Verbindung setzen. Die endgültige Stellung der Kiemen ist somit in der Hauptsache erreicht. Ihre Vergrößerung erfolgt dadurch, daß neue Spalten an ihren beiden Enden wie auch bei Geschlechts- und Pflegtieren gebildet werden.

Noch fehlt aber dem Sproß die „löffelförmige" Aushöhlung, d. h. die enorm erweiterte Mundöffnung. Die Vergrößerung der Ingestionsöffnung vollzieht sich nunmehr ebenso rasch, als die Ausfaltung der kloakalen Räume erfolgte. Das im Umkreise der Mundöffnung gelegene Gewebe wächst rapid. Der Endostyl, bis dahin etwa parallel zur Längsachse der Knospe gelegen, wird gleichsam wie ein Schlagbaum heruntergelassen. Der Drehpunkt liegt am Hinterende, um welches eine Bewegung von nahezu einem Rechten ausgeführt wird, so daß der Endostyl beim ausgebildeten Sproß fast senkrecht zur Längsachse des Tieres (und somit zu seiner früheren Stellung) gerichtet ist. Die Mundöffnung selbst erhält dadurch die Länge der Kieme.

Nach diesen Erörterungen über die Entwickelung der kloakalen Einstülpungen seien nur noch einige Bemerkungen über die Geschlechtsanlage hinzugefügt. Ich kann nur nochmals hervorheben, daß es in den Knospen, die zu Lateralsprossen werden, zur Ausbildung von Geschlechtszellen nicht kommt. Wenn Ulianin (1884, S. 98) schreibt, daß die Geschlechtsanlage in den Knospen sich „allmählich zu reduzieren" beginnt, so dürfte das den Thatsachen nicht entsprechen. In seiner Monographie, Taf. XI, Fig. 2, der Abbildung einer „unlängst fixierten Knospe von *D. Mülleri*, die zu einem Ernährungstier (Lateralsproß) sich umbildet", zeichnet Ulianin im Knospengrunde einen ansehnlichen, scharf umschriebenen Zellkomplex, die mit „*ga*" bezeichnete Geschlechtsanlage. Ich habe weder bei Lateral- noch Mediansprossen Aehnliches finden können. Es wurde schon erwähnt, und die Abbildungen (Taf. XX, Fig. 2, 3) dürften es ausweisen, daß in beiden Knospenarten dort nur ein schmaler Zellstreif die Enden der Pharyngealhöhle und der Nervenmasse von der Sohle trennt, wo in den Geschlechtsknospen die länglich-runde, ansehnliche Geschlechtsanlage sich findet[1]).

Ulianin aber dürfte recht haben, wenn er (S. 95) den in der linken Seite der Darmschlinge gelegenen Zellhaufen als letzten Rest der Geschlechtsanlage betrachtet. Wir treffen nämlich in den Knospen aller Generationen, also auch in Geschlechtsknospen, zu beiden Seiten des Darmtraktus zerstreute Zellen an, die wir als Blutkörperchen anzusprechen haben[2]). In den Median- und Lateralknospen gruppieren sich diese zu zwei unregelmäßig begrenzten, ansehnlichen Haufen (Taf. XXII, Fig. 1—5 *bk*). Schon der Umstand, daß in beiden Knospensorten die Anzahl der Blutkörperchen bedeutend größer zu sein scheint als in Geschlechtsknospen, dürfte die Vermutung rechtfertigen, daß an dem Aufbau jener Haufen das Zellmaterial der Geschlechts-

1) Vielleicht hat jener Abbildung aus Versehen eine Geschlechtsknospe zu Grunde gelegen. Eine Verwechselung beim Hantieren mit den winzigen Knospen ist außerordentlich leicht möglich. In den Figuren 4 und 5 auf Taf. XI der Ulianinschen Monographie, welche weiter entwickelte Stadien von Lateralsprossen darstellen, ist fälschlicherweise der spätere Magen mit „*ga*" = Geschlechtsanlage bezeichnet, Taf. XI, Fig. 3 dagegen mit „*ka*" = Herzanlage.

2) Sie wurden in den Figuren 5—8, Taf. XX nicht eingezeichnet.

stränge der jungen Knospe sich beteiligt, also zu Blutkörperchen sich umbildet, aber sicher, ohne vorher die charakteristische Struktur von Geschlechtszellen angenommen zu haben. Während nun in den Medianknospen im Verlauf ihrer Entwickelung die beiden Blutkörperhaufen an ihrem Platze neben dem Magen verbleiben, sehen wir sie in Lateralknospen ganz allmählich zu beiden Seiten des Magens heraufrücken (vergl. Taf. XXII, Fig. 2 mit Fig. 5, 6 *bk*).

Wenn der Enddarm ausgebildet ist, fließt der linke mit dem rechten in der Schleife zwischen Magen und Enddarm zusammen. Hier läßt sich die vereinigte Masse zeitlebens nachweisen. Von GROBBEN (1882, S. 50) wurde sie beim ausgebildeten Tier als „pulverhornförmiges Körperchen" bezeichnet.

Systematischer Teil.

Historisches.

Unsere Kenntnis der Gattung *Doliolum* reicht zurück bis zum Jahre 1835, wo QUOY und GAIMARD (1835, S. 599 ff.; Taf. LXXXIX, Fig. 25—28) über die ersten Vertreter dieser Tunicatengruppe berichteten, welche sie 1827 während der Weltumsegelung des „Astrolabe" im tropischen Pacifik gefischt hatten. Ihre Beschreibungen und Abbildungen lassen jedoch eine sichere Bestimmung der erbeuteten Tiere nicht zu. Erst im Jahre 1851 fing HUXLEY (1851) auf der „Rattlesnake" im Südpacifik wiederum Doliolen in größerer Anzahl, welche sich als *D. denticulatum* QUOY u. GAIMARD (vergl. S. 223) erwiesen. Durch KROHN (1852) wurde darauf *D. denticulatum* Q. u. G. (als *D. Ehrenbergi*) auch aus dem Mittelmeere bekannt, neben einer zweiten neuen Form, nämlich *D. Mülleri* KROHN, mit seinen Larven und Ammen. In den folgenden Jahren fanden GEGENBAUR (1854, 1856), ferner KEFERSTEIN und EHLERS (1861) beide Arten im Mittelmeer wieder. GEGENBAUR erbeutete außerdem die erste große Amme von *D. Gegenbauri* ULIANIN mit ihren Lateralsprossen (vergl. S. 216 ff.), während die beiden letztgenannten Forscher zum ersten Male *D. rarum* GROBBEN fischten. Freischwimmende Geschlechtstiere von *D. Gegenbauri* wurden darauf von FOL (1872) bei Messina angetroffen.

Somit waren aus dem Mittelmeere bis dahin allein 4 Species bekannt geworden, nämlich *D. denticulatum, Mülleri, rarum* und *Gegenbauri,* die in der Folge auch von Ussow (1876), von GROBBEN (1882) und ULIANIN (1882, 1884) beobachtet wurden. Im freien Ocean war dagegen nur *D. denticulatum* aufgefunden worden. Da erweiterte die Challenger-Expedition unsere Kenntnis der *Doliolum*-Arten in reichem Maße, indem sie außer jenem bereits aus dem Ocean bekannten *D. denticulatum* Q. u. G. noch 4 neue Formen, nämlich *D. Krohni* HERDM., *Challengeri* HERDM., *affine* HERDM. und *Ehrenbergi* ULIANIN[1]) erbeutete. Eine weitere neue Art kam auf der Fahrt des „Triton" (HERDMAN, 1883) in *D. Tritonis* HERDM.

1) Nicht *D. Ehrenbergi* KROHN (HERDMAN, 1888, S. 43 u. 46), weil *D. Ehrenbergi* KROHN identisch ist mit *D. denticulatum* Q. u. G., und HERDMAN's Beschreibung der in Rede stehenden Art sich nicht mit der von KROHN (1882), sondern mit der Diagnose von ULIANIN (1884) und LAHILLE (1890) deckt, wie bereits BORGERT (1894, S. 22 ff.) ausführlich dargelegt hat.

hinzu, welches 1885 auch von der „Holsatia“ durch Hensen beobachtet wurde[1]). Die letzte wertvolle Erweiterung der Artkenntnis der Gattung *Doliolum* brachte das reiche Material der Plankton-Expedition, in welchem 5, bezw. 6 Species sich vorfanden, von denen sich 4 als bekannt — *D. denticulatum* Q. u. G., *rarum* Grobb., *Krohni* Herdm. und *Tritonis* Herdm. — und 2 als neu — *D. Nationalis* und *Doliolum* sp.[2]) — erwiesen. Es waren demnach folgende 11 Arten bekannt, als die Deutsche Tiefsee-Expedition unternommen wurde:

1) *D. denticulatum* Q. u. G.,
2) *D. Mülleri* Krohn,
3) *D. rarum* Grobben,
4) *D. Gegenbauri* Ulianin,
5) *D. Krohni* Herdman,
6) *D. Challengeri* Herdman,
7) *D. affine* Herdman,
8) *D. Ehrenbergi* Ulianin,
9) *D. Tritonis* Herdman,
10) *D. Nationalis* Borgert,
11) *Doliolum* sp. (*D. intermedium* Neumann).

Die Deutsche Tiefsee-Expedition hat auch mit dem von ihr erbeuteten *Doliolum*-Material hinsichtlich seines Artenreichtums ein außerordentlich günstiges Resultat erzielt, indem mit Ausnahme von 3 der bekannten 11 Formen alle, und dazu noch 3 neue gefischt wurden. Es sind:

1) *D. denticulatum* Q. u. G.,
2) *D. Mülleri* Krohn,
3) *D. rarum* Grobben,
4) *D. Gegenbauri* Ulianin,
5) *D. Krohni* Herdman,
7) *D. Tritonis* Herdman,
8) *D. Nationalis* Borgert,
9) *Doliolum* sp. (*D. intermedium* Neumann).

Dazu kommen 3 neue Formen, welche als

10) *D. indicum* Neumann,
11) *D. Valdiviae* Neumann,
12) *D. Chuni* Neumann

bezeichnet wurden.

Die Arten der Gattung *Doliolum*.

Die Ordnung der

Thaliacea

zerfällt nach Herdman (1891) in die Unterordnungen der

Cyclomyaria und Hemimyaria.

Der einzigen Familie der Cyclomyaria, den

Doliolidae,

gehören die Gattungen *Anchinia, Dolchinia* und *Doliolum* an[3]).

Die Gattung

Doliolum

wurde von Borgert (1894) aufgelöst in die Untergattungen

Doliolina und *Dolioletta*.

1) Vergl. Borgert, 1894, S. 19, Anm. 2.

2) Der Bearbeiter des *Doliolum*-Materials der Plankton-Expedition, Dr. Borgert, trug Bedenken, die in Rede stehende Form als selbständige Art anzusprechen. Da es sich indessen zeigen wird, daß daran kaum zu zweifeln sein dürfte, soll sie im folgenden als „*Dol. intermedium*“ bezeichnet werden (vergl. S. 211).

3) Ausführliche, treffliche Charakteristiken der einzelnen aufgeführten Thaliacea-Gruppen wurden bereits von Grobben (1882), Ulianin (1884), Herdman (1888, 1891) und Borgert (1894) gegeben.

Subgenus ***Doliolina*** BORGERT.

„Kieme des Geschlechtstieres eine aufrecht stehende, nur schwach gewölbte Wand hinter der Körpermitte, mit einer geringeren oder größeren Anzahl von Spalten. Endostyl bis zur Körpermitte oder darüber hinaus nach hinten sich erstreckend. Hoden von gedrungener oder gestreckter keulenförmiger Gestalt, entweder in eine ventrale, bruchsackartige Vorstülpung der Körperwand hineinragend oder parallel zur Längsachse des Körpers nach vorn verlaufend. Ovarium im 5. oder 6. Intermuskularraume gelegen. Darmkanal U-förmig gekrümmt oder nur wenig gebogen. Flimmergrube im 2. Intermuskularraume." (BORGERT, 1894, S. 14.)

Dem Subgenus *Doliolina* gehören von den bisher bekannten Arten *D. rarum* GROBBEN, *D. Mülleri* KROHN, *D. Krohni* HERDMAN und *D. intermedium* NEUMANN an. Als neue Form ist ihm *D. indicum* NEUMANN beizufügen. Besonders nahe verwandtschaftliche Beziehungen zeigen innerhalb dieser Gruppe die sehr primitiven Formen *D. rarum* GROBB. und *D. indicum* NEUM. einerseits, andererseits sind auch *D. Mülleri* KROHN und *D. Krohni* HERDM. durch eine Reihe gemeinsamer Züge charakterisiert. Zwischen beiden Gruppen hält *D. intermedium* NEUM. in mehrfacher Hinsicht die Mitte.

Die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutete alle die genannten Formen des Subgenus *Doliolina*.

Doliolum rarum GROBBEN 1882.

Hierzu Taf. XXIV, Fig. 4.

Doliolum Mülleri KROHN, KEFERSTEIN und EHLERS (1861, S. 65, Taf. IX, Fig. 5 u. 6).
Doliolum rarum GROBBEN (1882, S. 65--67, 75, Taf. I, Fig. 6).
Doliolum rarum GROBBEN, ULIANIN (1884, S. 130--132, Taf. VIII, Fig. 11 u. 12).
Doliolum rarum GROBBEN, BORGERT (1894, S. 16 u. 17, Taf. VI, Fig. 14 u. 15).

D. rarum, das von KEFERSTEIN und EHLERS zuerst aufgefunden und fälschlich als *D. Mülleri* KROHN bezeichnet wurde, erhielt von GROBBEN seine Benennung und erste genaue Beschreibung. Es ist wohl kaum das seltenste, wohl aber das kleinste der bisher bekannt gewordenen Doliolen und zugleich diejenige Form, welche in ihren einfachen Organisationsverhältnissen der Amme am nächsten steht. Außer ihm besitzt nur noch *D. indicum* die geringe Zahl von 5 Kiemenspalten, die bei diesen beiden Formen allein eine gerade gestreckte Lamelle durchbrechen und so einen unverzweigten Pharyngeal- und Kloakalraum verbinden. Die Amme unterscheidet sich von dem Geschlechtstier lediglich durch den Besitz von nur 4 Kiemenspalten. Ausgezeichnet ist *D. rarum* vor allen übrigen Doliolen durch seinen gestreckten Darmtraktus mit dem langen Oesophagus. In naher Verwandtschaft erscheint es ferner wiederum zu *D. indicum* und auch zu *D. intermedium* hinsichtlich der Ausbildung der Geschlechtsorgane. Die Charakteristik des Hodens wird von den Autoren verschieden gegeben.

Während GROBBEN (1882, S. 66) seine „große Schmalheit" nur auf Entleerung zurückführt, betrachtet ULIANIN (1884, S. 131) seinen „langen Ausführgang" als besonders eigentümlich. BORGERT (1894, S. 17) endlich sah mehr als ein Exemplar, dessen Hoden „des langen feinen Ausführungsganges" entbehrte und der „von gedrungener keulenförmiger Gestalt war". Diese verschiedenen Befunde erklären sich bei genauerem Zusehen leicht aus der noch nicht erreichten

oder vollendeten männlichen Geschlechtsreife. *D. rarum* ist protogyn wie alle Doliolen. Bei der Kleinheit des Tieres fällt aber die fortschreitende Längen- und Dickenzunahme des Hodenschlauches, welche bis zum Eintritt der männlichen Geschlechtsreife anhält, besonders in die Augen. Der Hoden erstreckt sich beim ausgebildeten Tier, das eben weiblich geschlechtsreif geworden ist (Textfig. 18 b), aus dem 5. Intermuskularraum bis zum 2. Muskelreifen nach vorn und ist dann bis zum 4. keulenförmig angeschwollen, während von hier „der feine Ausführgang" bis zum Ovar hinzieht. Genauer gesprochen, zu dieser Zeit, in welcher das Ovar schon seine Thätigkeit begonnen hat, ist nur jener kurze Abschnitt des Hodens mit Spermatoblasten ausgestattet, der übrige Teil repräsentiert einen feinen durchsichtigen Epithelschlauch. Spermatozoen werden noch nicht gebildet. Bei weiterer Entwickelung, wenn im Ovar ein Ei völlig ausgebildet erscheint (Textfig. 18 c), finden wir die Spermatoblasten weiter nach hinten, nicht selten auch nach der entgegengesetzten Richtung, über den 2. Muskelreifen hinaus, vorgedrungen. Der Hoden, d. h. der Spermatozoen produzierende Teil desselben, beginnt jetzt vor dem 2. Muskelreifen und reicht bis nahezu an den 5. heran, der „Ausführgang" aber hat sich damit bedeutend verkürzt. Auch zu dieser Zeit sind noch keine Spermatozoen nachweisbar. Erst gegen Ende der Thätigkeit des Ovars, nachdem sich der Hodenschlauch bis über den 5. Muskelreifen mit spermabildenden Zellen gefüllt hat, nimmt sein Querschnitt unter Bildung von Spermatozoen zu (Textfig. 18 d). Das Eisäckchen am Ovar hat bereits sein Ei entleert und ist stark zusammen geschrumpft. Es zeigt sich also, daß der „lange Ausführgang" im Grunde nicht länger ist, als wir ihn z. B. bei *D. Nationalis* Borgert oder *D. denticulatum* auch finden, und daß andererseits der „Schmalheit" des Hodens keine Entleerung vorausgegangen ist.

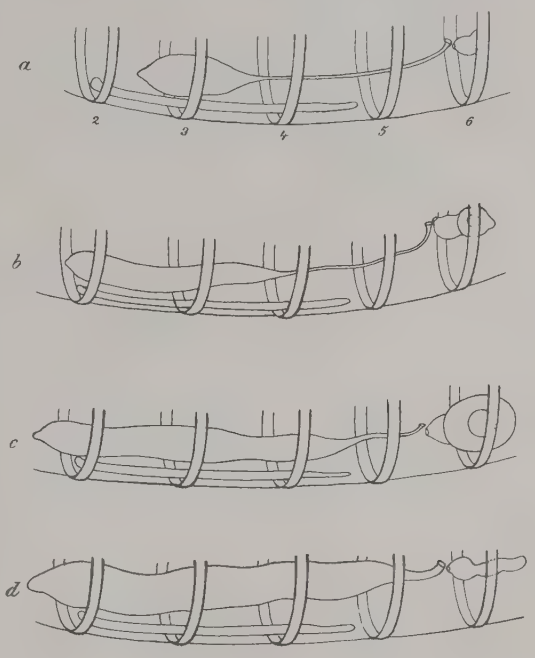


Fig. 18.

Unter den zahlreichen Geschlechtstieren von *D. rarum*, welche die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutete, findet sich leider kein einziges Pflegtier vor, so daß diese Form merkwürdigerweise bis heute noch gänzlich unbekannt geblieben ist. Ebenso wurden noch niemals Lateralsprossen dieser Art gefischt. Dagegen bildete schon Gegenbaur (1856, Taf. XVI, Fig. 12 und 13) eine alte Amme ab, die bereits von Ulianin (1884, S. 131) wohl mit Recht wegen ihres gestreckten Darmkanals als zu *D. rarum* gehörig angesprochen wurde. Ich habe Taf. XXIV, Fig. 4 eine junge Amme abgebildet, die ich unter den Geschlechtstieren von *D. rarum* aus der Simonsbucht fand, und von der ich mit Bestimmtheit annehmen möchte, daß sie *D. rarum* zuzurechnen ist. Der gestreckte Darmtraktus mit dem lang ausgezogenen Oesophagus ähnelt in seiner Gliederung und Lage auffällig dem des Geschlechtstieres und läßt sich in gleicher Ausbildung bei keiner der bekannten Ammenformen nachweisen. Ferner spricht der vom 2. bis 5. Muskelreifen sich erstreckende Endostyl für die Zugehörigkeit zu *D. rarum*.

Amme[1]: Mantel schwach entwickelt. Muskelreifen schmal. Darmkanal gestreckt, mit lang ausgezogenem Oesophagus, im 8. Intermuskularraume ausmündend. Endostyl vom 2. bis 5. Muskelreifen sich erstreckend. — Länge bis 5 mm.

Geschlechtstier: Mantel zart. Kieme eine aufrecht stehende, jederseits von 5 Spalten durchbrochene Lamelle, welche dorsal wie ventral bei dem 5. Muskelreifen beginnt. Endostyl reicht vom 2. bis nahe an den 5. Muskelreifen. Darmtraktus gestreckt, mit lang ausgezogenem Oesophagus. After unter dem 7. Muskelreifen oder weiter hinten ausmündend. Ovar unter dem 6. Muskelreifen gelegen. Hoden keulen- oder schlauchförmig, bis zum 2. Muskelreifen oder über denselben hinaus sich erstreckend. — Länge bis über 3 mm (nach ULIANIN, 1884).

Pflegtier: Unbekannt.

Ernährtier: Unbekannt.

Doliolum indicum NEUMANN 1905.

Hierzu Taf. XXIII, Fig. 7; Taf. XXIV, Fig. 5; Taf. XVIII, Fig. 6.

Diese neue Form gehört ebenfalls, wie schon erwähnt, dem Subgenus *Doliolina* an und ist zwischen *D. rarum* einerseits und *D. intermedium* andererseits zu stellen. Mit jenem hat es die 5 Kiemenspalten jederseits gemeinsam, mit diesem den U-förmig gebogenen Darmtraktus. Beiden ähnelt es in Bezug auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane und des langen Endostyls. Sein besonderes Specificum trägt es in der Anheftung der Kieme dorsal beim 6., ventral beim 5. Muskelreifen.

Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, wenigstens so lange nicht, als man die Anheftungspunkte der Kieme als einziges systematisch verwertbares Merkmal festhält — und es wird sich kaum ein anderes finden lassen — daß wir es in dieser Form mit einer wohldefinierten, selbständigen Species zu thun haben, trotz ihrer Aehnlichkeit mit *D. intermedium*. Der Unterschied zwischen beiden Formen besteht in der Anheftung der Kieme und der Zahl der Kiemenspalten, welche bei *D. intermedium* „derjenigen bei *D. Krohni* (bis 45) nicht nachsteht". Die Kiemenlamelle setzt ferner bei jener Art dorsal wie ventral vor dem 5. Muskelreifen an. Daß die mir vorliegenden Exemplare von *D. indicum* junge Tiere seien, bei welchen ja eine Vermehrung der Kiemenspalten noch stattfinden könnte, erscheint gleichfalls ausgeschlossen; denn an keinem der 11 Tiere von den verschiedenen Stationen habe ich mehr als 5 Spalten gezählt, und ferner tragen die wohlerhaltenen Pflegtiere an ihrem Ventralauswuchs zum Teil Geschlechtssprossen, von denen die ältesten bereits deutlich die 5 Kiemenspalten angelegt zeigen (Taf. XVIII, Fig. 6). Das einzige Geschlechtstier unter 10 Pflegtieren besitzt sowohl einen noch unentwickelten Hoden, als auch ein Ovar, welches seine völlige Ausbildung noch nicht erreicht haben dürfte. Ich halte es indessen nicht für angezeigt, aus diesem Befunde etwa den Schluß zu ziehen, das Tier sei ein degeneriertes Individuum, bei welchem eine Geschlechtsreife überhaupt nicht eintritt, wie dies BORGERT auf Grund ähnlicher Beobachtungen für

1) Unter teilweiser Benutzung der Beschreibung von ULIANIN (1884, S. 130).

D. intermedium thut. Eine Betrachtung der Geschlechtsorgane von einer großen Anzahl Individuen einer Art lehrt, daß es ziemlicher Zeit bedarf, ehe die Geschlechtsreife eintritt, so daß wir es im vorliegenden Falle wohl einfach mit einem jüngeren Geschlechtstiere zu thun haben, welches seine Geschlechtsreife noch nicht völlig erreicht hatte.

Amme: Unbekannt.

Geschlechtstier: Mantel wenig entwickelt, von weicher, klebriger Konsistenz. Kieme eine von hinten-oben nach unten-vorn schräg stehende, gerade verlaufende Lamelle, von 5 Kiemenspalten jederseits durchbrochen, welche dorsal beim 6., ventral beim 5. Muskelreifen beginnen. Endostyl lang, eben hinter dem 2. Muskelreifen beginnend und bis kurz vor den 5. reichend. Darmtraktus U-förmig gebogen. Ovarium hinter dem 6. Muskelreifen gelegen; Hoden von schlauch- bis keulenförmiger Gestalt, bis zum 2. Muskelreifen parallel zur Längsachse des Körpers verlaufend. — Länge bis 3,8 mm.

Pflegtier: Dem Geschlechtstier vollkommen ähnlich. Ventralfortsatz dünn und lang.

Ernährtier: Unbekannt.

Doliolum intermedium Neumann 1905.

Doliolum sp. Borgert (1894, S. 17, Taf. VI, Fig. 16).

D. intermedium, eine zuerst von der Plankton-Expedition im Atlantischen Ocean vereinzelt angetroffene Form, wurde von der Deutschen Tiefsee-Expedition im Roten Meere leider nur in einem — offenbar jüngeren — Pflegtierexemplar gefischt. Es besitzt den charakteristischen langen Endostyl (der es von *D. Mülleri* beim Fehlen der Geschlechtsorgane deutlich unterscheidet) und 14 Kiemenspalten jederseits, in einer schwach nach hinten gewölbten Kiemenlamelle.

Der Bearbeiter des *Doliolum*-Materials der Plankton-Expedition, Dr. Borgert, hat Abstand genommen, diese Form als selbständige Art zu benennen. Ich möchte ihm hierin nicht beistimmen. Den Grund zu der Annahme, daß es sich bei *D. intermedium* nicht um eine neue Art handele, erblickt Borgert (1894, S. 17, 18) in der Thatsache, daß er in keinem Falle ein reifendes Ei, sondern regelmäßig nur unentwickelte Keime im Ovar finden konnte. Er möchte sie daher „bei der großen Aehnlichkeit mit *D. Krohni* Herdm." als „degenerierte Individuen von *D. Krohni* Herdm." ansehen, wobei die Verkümmerung durch das Leben in der Tiefe hervorgerufen worden sein könnte.

Was zunächst die Aehnlichkeit mit *D. Krohni* Herdm. betrifft, so besteht sie, wie Borgert selbst angiebt, nur in der Ausbildung der Kieme und des Verdauungstraktus. Einen ganz erheblichen Unterschied aber weisen die Geschlechtsorgane beider Formen nach Lage und Gestalt auf. Ueberblicken wir das Subgenus *Doliolina*, so können wir nach der Ausbildung der Geschlechtsorgane 2 Formenkreise unterscheiden. Dem einen gehören *D. Mülleri* und *D. Krohni* an, mit dem kurzen birnförmigen, schräg nach unten in eine Aussackung der Körperwandung gerichteten Hoden neben dem Ovar, welches im 5. Intermuskularraume gelegen ist. Zu der anderen Gruppe sind *D. rarum*, *D. indicum* und zweifellos auch *D. intermedium* zu zählen. Diese

3 Formen sind durch die schlauch- bis keulenförmige Ausbildung des Hodens, der parallel zur Längsachse des Körpers verläuft, und durch ein im 6. Intermuskularraume gelegenes Ovar ausgezeichnet. Auch in der Ausbildung der Kieme kommt der Unterschied zwischen beiden Gruppen insofern zum Ausdruck, als *D. Mülleri* und *D. Krohni* eine nach hinten schwach vorgewölbte Lamelle besitzen, welche von zahlreichen (bei *D. Mülleri* von 10—14, bei *D. Krohni* von 12—45) Spalten durchbrochen wird. *D. rarum* und *D. indicum* dagegen weisen eine gerade gestreckte Kieme auf, welche nur 5 Spalten ausgebildet hat. *D. intermedium* nun gleicht sowohl hinsichtlich der Zahl der Kiemenöffnungen als auch bezüglich der Anheftungspunkte *D. Krohni*.

Somit dürfte die Stellung von *D. intermedium* klar sein: Es nimmt eine Mittelstellung ein, indem es nach der Ausbildung der Kieme zur ersten, nach der Form und Lage der Geschlechtsorgane aber zur letzten Gruppe zu rechnen ist. Daraus geht nun auch ziemlich sicher hervor, daß wir in der Lage und Ausbildung der Geschlechtsorgane bei *D. intermedium* nicht das Ergebnis eines abnormen Entwickelungsprozesses vor uns haben, wie BORGERT vermutet, wenn er die Exemplare von *D. intermedium* als degenerierte Individuen von *D. Krohni* bezeichnen möchte, bei denen der Hoden „parallel zur Längsachse des Körpers nach vorn gewachsen und das Ovar hinter den 6. Muskelreifen getreten" sei[1]).

Amme: Unbekannt.

Geschlechtstier: Mantel schwach entwickelt. Kieme eine aufrechte, nach hinten schwach vorgewölbte Lamelle, von zahlreichen (12—45) Kiemenspalten durchbrochen, welche dorsal wie ventral bei dem 5. Muskelreifen beginnen. Darmtraktus U-förmig gebogen. Endostyl lang, vor dem 2. Muskelreifen beginnend und bis kurz vor den 5. reichend. Hoden von schlauchförmiger Gestalt, parallel zur Längsachse des Körpers verlaufend. Ovar hinter dem 6. Muskelreifen gelegen. — Länge bis 6 mm.

Pflegtier: Dem Geschlechtstier vollkommen ähnlich. Ventralauswuchs lang.

Ernährtier: Unbekannt.

Doliolum Mülleri KROHN 1852.

Doliolum Mülleri KROHN (1852, S. 58, Taf. II, Fig. 4).
Doliolum Nordmanni KROHN (1852, S. 59, Taf. II, Fig. 6, alte Larve).
Doliolum Troschelii KROHN (1852, S. 60, Amme).
Doliolum sp. GEGENBAUR (1855, S. 303, Taf. XV, Fig. 8, Amme).
Doliolum Gen. B 3 KEFERSTEIN u. EHLERS (1861, S. 68, Taf. X, Fig. 3, Larve).
? *Doliolum* Gen. B 1 KEFERSTEIN u. EHLERS (1861, S. 67, Taf. X, Fig. 1, Amme).
Doliolum Mülleri (?) USSOW (1876, Taf. III, Fig. 20, Amme).

1) In welches Verhältnis würde bei diesem Wachstum der Hoden zur Kieme geraten, hinter deren Gitter er ja von der Pharyngealhöhle abgesperrt ist? Es müßte dann wohl eine linksseitige anormale Verlagerung der Kieme zu konstatieren gewesen sein. Immerhin bleibt die auffällige Thatsache bestehen, daß bei einer größeren Anzahl Geschlechtstieren, welche die Plankton-Expedition erbeutete (in 10 Fängen etwa 46 Tiere, wieviel Geschlechts- und Pflegtiere ist nicht zu ersehen), keine entwickelten Eier zu beobachten waren. Ob wirklich die Tiefe, im Verein mit der niedrigen Temperatur (tiefster Fang 650—850 m bei 9,4°, BORGERT, 1894, S. 47, Tab. III), die Geschlechtsreife verhinderte, wird sich schwer entscheiden lassen. Jedenfalls aber dürften die Tiere, selbst wenn sie an der Erlangung der Geschlechtsreife verhindert wurden, in ihrer sonstigen Organisation nicht als degeneriert zu betrachten sein.

Doliolum nov. sp. Ulianin (1881, S. 473).

Doliolum Mülleri Krohn, Grobben (1882, S. 55—65, 75, Taf. II, Fig. 9—10; Taf. III, Fig. 14—18; Taf. IV, Fig. 21—23).

Doliolum Mülleri Krohn, Ulianin (1884, S. 127 ff., Taf. IV, Fig. 1, 3, 4, 5; Taf. VI, Fig. 13 u. 14; Taf. VII, Fig. 11; Taf. VIII, Fig. 10; Taf. IX, Fig. 6; Taf. XI, Fig. 2—6, 9; Taf. XII, Fig. 1—4).

D. Mülleri darf nach den letzten ausgezeichneten Arbeiten von Grobben (1882) und Ulianin (1884) als die am besten gekannte Form gelten, vornehmlich was ihren Entwickelungscyklus anlangt. Sie lieferte von den Arbeiten Krohn's (1852) an zum großen Teile das Material, an welchem die Erforschung der interessanten Fortpflanzungsvorgänge von *Doliolum* überhaupt vorgenommen wurde. Dieser Umstand ist in erster Linie dem massenhaften Auftreten im Mittelmeer zuzuschreiben, aus welchem allein *D. Mülleri* bisher bekannt war. Die Deutsche Tiefsee-Expedition hat es auch für den Atlantischen und Indischen Ocean nachgewiesen.

Was die Charakteristik betrifft, welche Grobben (1882, S. 75) und Ulianin (1884, S. 127 ff.) von *D. Mülleri* geben, so sei nur bemerkt, daß die Höchstzahl der Kiemenspalten (bis 10 bei Grobben, bis 12 nach Ulianin) sicher wenigstens um 2 übertroffen wird, was ich öfter konstatieren konnte; möglich allerdings, daß der freie Ocean größere und kräftigere Formen birgt als das Mittelmeer. Damit dürfte es vielleicht auch im Zusammenhange stehen, daß ich in zahlreichen Fällen 2 vollkommen ausgebildete Eier neben einem 3. weniger entwickelten gleichzeitig im Ovar vorfand (Textfig. 19), während Ulianin (1884, S. 39) niemals „gleichzeitig mehr als ein einziges Ei vollkommen ausgebildet" konstatierte. Deshalb ist auch die Zahl der Eier im Ovarium nicht geeignet, nötigenfalls die Geschlechtstiere von *D. Mülleri* und dem nahe verwandten *D. Krohni* auseinander zu halten. Daß nicht allein *D. Mülleri* protogyn ist, was Ulianin (1884), entgegen Keferstein und Ehlers (1861) und Grobben (1882), an ihm zuerst nachwies, sondern die ganze Gattung *Doliolum* ebenso wie *Salpa* die weibliche Geschlechtsreife zuerst erreicht, wurde bereits im speciellen Teile ausgeführt.

Fig. 19.

Amme: Mantel weich, nicht klebrig. Darm U-förmig gebogen, After im 5. Intermuskularraume gelegen.

Geschlechtstier: Mantel von klebriger Beschaffenheit. Kieme eine aufrecht stehende, schwach nach hinten gebogene Lamelle mit 12—14 Paar Spalten, welche dorsal wie ventral beim 5. Muskelreifen beginnen. Endostyl kurz, beginnt vor dem 3. Muskelreifen und reicht bis vor den 5. nach hinten. Darm U-förmig gebogen. Hoden von birnförmiger Gestalt, mit dem Ovar im 5. Intermuskularraum gelegen, schräg nach unten gerichtet und die Körperwand buckelförmig hervortreibend. — Länge bis 4 mm.

Pflegtier: Dem Geschlechtstier vollkommen ähnlich. Ventralauswuchs lang und schmal.

Ernährungstier: „Schmal und langgestielt. Darmschlinge eng, U-förmig, After tiefer als der Oesophaguseingang gelegen" (Grobben, 1882, S. 75).

Doliolum Krohni HERDMAN 1888.

Hierzu Taf. XXIV, Fig. 6 und 7.

Doliolum Krohni HERDMAN (1888, S. 49, Taf. III, Fig. 1).
Doliolum Krohni HERDMAN, TRAUSTEDT (1893, S. 4, Taf. I, Fig. 11).
Doliolum Krohni HERDMAN, BORGERT (1894, S. 15 ff., Taf. V, Fig. 9; Taf. VI, Fig. 10—13).

Nach der Beschreibung, welche BORGERT (1894, S. 15 ff.) von *D. Krohni* giebt, ragt der birnförmige Hoden mit seinem schräg nach vorn und unten gerichteten Ende in eine Aussackung der Körperwand hinein (vergl. BORGERT, 1894, Taf. VI, Fig. 11 und 12). BORGERT sah unter dem Material der Plankton-Expedition aber auch geschlechtliche Individuen von *D. Krohni*, deren Hoden „nach vorn gerichtet war" (BORGERT, 1894, S. 18 Anm.). Die Geschlechtstiere, welche mir zur Verfügung standen, zeigten sämtlich diese Lage des Hodens (Taf. XXIV, Fig. 7). Er ist mit seinem Ende sogar leicht nach oben anstatt nach unten gerichtet, besonders bei jüngeren Individuen. Auch 8 Geschlechtstiere, welche ich unter den Doliolen fand, die Professor CHUN 1887/88 bei den Canarischen Inseln erbeutet hatte, waren dadurch charakterisiert. Mit dieser Lage des Hodens steht eine etwas veränderte Ausbildung der Kieme in engem Zusammenhange. Sie tritt dann nicht mehr einfach schwach nach hinten vorgewölbt (BORGERT, 1894, Taf. VI, Fig. 11, 12), sondern stark S-förmig geschwungen auf (Taf. XXIV, Fig. 6, 7), wobei allerdings die Anheftungspunkte (dorsal und ventral beim 5. Muskelreifen) fest gehalten werden. Auch ist bei diesen Formen eine Abweichung in der Ausbildung des Darmtraktus insofern zu beobachten, als dieser jenem S-förmigen Schwunge der Kieme sich dadurch anpaßt, daß der lange Oesophagus stark nach vorn, die Knickung des U-förmigen Darmes dagegen scharf nach hinten gerichtet ist. Nur in der Länge des Endostyls stimmen diese Formen völlig mit den bisher als typisch betrachteten überein. Da die Anheftungspunkte der Kieme, das einzige systematische Merkmal von Bedeutung, festgehalten werden, so liegt trotz der vorhandenen Abweichungen kein Grund vor, eine neue Species aufzustellen. Dagegen sind diese Merkmale insofern in die Diagnose aufzunehmen, als auch die Pflegtiere die S-förmige Krümmung der Kieme aufweisen, und im übrigen völlig ausgebildete Formen die bezeichneten Charaktere tragen.

Wenn es BORGERT (1894, S. 15) „oft zweifelhaft erschien", ob „auf Grund der vorhandenen Abweichungen" *D. Mülleri* und *D. Krohni* „wirklich als selbständige Arten voneinander zu trennen seien", so möchte ich glauben, daß darüber kein Zweifel mehr obwalten könnte. Auch die Jugendformen beider Arten sind deutlich durch den kurzen (*D. Mülleri*) resp. den langen Endostyl (*D. Krohni*) zu unterscheiden. Für viel weniger entscheidend dagegen möchte ich gerade die Zahl der Kiemenspalten ansehen. Ich habe typische *D. Mülleri* gesehen, welche, kräftig entwickelt, jederseits 14 Kiemenspalten aufwiesen, während andererseits kleinere *D. Krohni* darüber kaum hinausgingen. Auch die Anzahl der Eier, die im Ovar jeweils zur Ausbildung gelangen, kann ich nicht als zur Trennung beider Arten geeignet ansehen. Die meisten der Exemplare von *D. Krohni* führten 1, höchstens 2 Eier im Ovar, dagegen fand ich mehrere typische *D. Mülleri*, deren Ovar gleichzeitig 2 vollkommen entwickelte Eier neben einem 3. jüngeren barg. Höchst charakteristisch aber für *D. Krohni* scheint mir die Verteilung, bezw. Anhäufung von Blutkörperchen zu sein, die von BORGERT als Pigmentzellen angesprochen

wurden. Daß es sich um solche nicht handelt, schließe ich einerseits aus der Lagerung, andererseits aus der histologischen Beschaffenheit der „dunklen Zellen". Sie finden sich ganz konstant in dichten Massen an der Wand der Leibeshöhle, in welche der Darmtraktus verpackt erscheint, und rufen den Eindruck hervor, als sei derselbe von einem dicht punktierten Säckchen umhüllt, das sofort auffällt, und welches *D. Mülleri* niemals aufweist. Von da aus gelangen diese Körperchen in die Blutbahnen, welche die Kiemenspalten als abgekapselte Räume der Leibeshöhle zwischen sich lassen. Endlich verbreiten sie sich längs des Endostyls, zuweilen auch auf der hinteren Bauchseite.

Eine genauere Untersuchung ergab, daß es jene plastischen Zellen mit den fingerförmigen Pseudopodien sind, welche auch bei anderen Formen Anhäufungen an charakteristischen Orten bilden, so bei *D. denticulatum* und *D. Nationalis* an der linken Körperseite, in der Nähe des Ovars. Sie wurden schon von älteren Beobachtern (Grobben, 1882) als Haufen von Blutkörperchen angesprochen. Pigmente sind meines Wissens bei Doliolen bisher nur an *D. Mülleri* von Krohn (1882) und Ulianin (1884), und bei *D. Gegenbauri* von Ulianin (1884) nachgewiesen worden.

Schließlich sei noch auf ein überaus bemerkenswertes Verhalten der Geschlechts- und Pflegtiere von *D. Krohni* aufmerksam gemacht, das bisher noch von keiner *Doliolum*-Form bekannt wurde. Es betrifft die Ausbildung von je 3 peitschenförmigen Auswüchsen der Epidermis jederseits an den Flanken des Körpers (Taf. XXIV, Fig. 6, 7 *p*), von denen das 1. Paar hinter dem 3., das 2. vor dem 5. und das 3. beim 6. Muskelreifen angebracht ist. Die Vermutung, es möchte sich hierbei um Bildungen handeln, die den Tastfortsätzen der Lateralsprossen vergleichbar seien, wurde durch eine genauere Untersuchung nicht bestätigt. Einmal setzen sich die Auswüchse nicht nur aus „Mantelgallerte" zusammen, wie Grobben (1882, S. 50) für die Tastfäden der Lateralsprossen angiebt, sondern erweisen sich deutlich als zellige Gebilde, als Fortsätze der Epidermis, die von einer dünnen Mantelschicht überkleidet ist; und zum anderen entbehren sie vor allem der Sinneszellen, die sich an der Wurzel jener Tastfortsätze konstant finden. Es besitzen aber alle mir zur Verfügung stehenden Tiere von *D. Krohni* ganz konstant diese Anhänge in der Sechszahl an den bezeichneten Körperstellen, und wenn sie bisher übersehen wurden, so dürfte daran wohl nur eine nicht immer tadellose Erhaltung der Objekte, und die klebrige Beschaffenheit des Mantels schuld sein, welche die Fortsätze oft dem schmutzbedeckten Körper anhaften läßt, wodurch sie sich der Beobachtung leicht entziehen.

Amme: „In ihrer Organisation derjenigen von *D. Mülleri* ähnlich" (Borgert, 1894, S. 16).

Geschlechtstier: Mantel von weicher, klebriger Beschaffenheit. Kieme eine nur schwach nach hinten vorgewölbte oder stark S-förmig geschwungene Lamelle, deren zahlreiche Kiemenspalten (12—45 jederseits) dorsal wie ventral bei dem 5. Muskelreifen beginnen. Endostyl lang, beginnt dicht hinter dem 2. und reicht bis zum 5. Muskelreifen. Darmtraktus U-förmig gebogen. Hoden, mit dem Ovar im 5. Intermuskularraume gelegen, von birnförmiger Gestalt, entweder schräg nach unten gerichtet und die Körperwand buckelförmig hervortreibend, oder horizontal nach vorn sich erstreckend. — Länge bis 7 mm.

Pflegtier: Dem Geschlechtstier vollkommen ähnlich. Ventralauswuchs lang und dünn.

Ernährtier: Unbekannt.

Subgenus ***Dolioletta*** BORGERT.

„Kieme des Geschlechtstieres eine lange, nach hinten stark vorgewölbte Lamelle mit zahlreichen Spalten, deren dorsale Anfangsstelle meist vor der ventralen und zugleich auch stets vor der Körpermitte liegt. Endostyl bis an den 4. Muskelreifen, seltener bis zur Körpermitte oder gar darüber hinaus nach hinten reichend. Hoden von gestreckter wurst- oder keulenförmiger Gestalt, entweder parallel der Längsachse des Körpers verlaufend, oder schräg nach vorn aufsteigend, nie in eine ventrale Aussackung der Körperwand hineinragend. Ovarium im 6. oder 7. Intermuskularraume gelegen. Darmtraktus knieförmig gebogen, oder eine Spiraltour beschreibend. Flimmergrube im 1. oder 2. Intermuskularraume". (BORGERT, 1894, S. 19.)

Zu dem Subgenus *Dolioletta* gehören von den bisher bekannten Arten: *D. Gegenbauri* ULIANIN, *D. Tritonis* HERDM., *D. Nationalis* BORGERT, *D. Challengeri* HERDM., *D. denticulatum* QUOY und GAIMARD, *D. affine* HERDM. und *D. Ehrenbergi* (KROHN) ULIANIN. Als neue Arten sind ihm *D. Valdiviae* NEUMANN und *D. Chuni* NEUMANN beizufügen. Innerhalb dieser Gruppe weisen einerseits *D. Gegenbauri* ULIAN., *D. Valdiviae* NEUM., *D. Tritonis* HERDM. und *D. Chuni* NEUM. mehrere gemeinsame Züge auf; andererseits lassen die übrigen der oben genannten Arten des Subgenus *Dolioletta* ebenfalls nähere Beziehungen zu einander erkennen.

Die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutete außer den beiden neuen Formen *D. Valdiviae* und *D. Chuni* noch *D. Gegenbauri, D. Tritonis, D. Nationalis* und *D. denticulatum.*

Doliolum Gegenbauri ULIANIN 1884.

Doliolum Troschelii GEGENBAUR (1856, S. 284 ff., Taf. XIV, Fig. 1—3; Taf. XV, Fig. 9—11), Amme.
Doliolum nov. sp. FOL (1872, S. 8, Fig. 4).
Doliolum denticulatum Q. u. G., GROBBEN (1882, S. 38), Amme.
Doliolum Gegenbauri ULIANIN (1884, S. 134, Taf. VII, Fig. 5, 6, 8).
Doliolum Ehrenbergi KROHN, ULIANIN (1884, S. 88, 133, Taf. X, Fig. 1, 2; Taf. XI, Fig. 7), Amme.
Doliolum denticulatum Q. u. G., BORGERT (1894, S. 22), Amme.

Für *Doliolum Gegenbauri* ULIANIN bestehen bezüglich der Zugehörigkeit der von älteren Autoren beschriebenen und abgebildeten Doliolen zu dieser Form große Meinungsverschiedenheiten. ULIANIN (1884, S. 134), der die in Rede stehende Form benannte und, soweit es seine beschädigten Exemplare gestatteten, beschrieb, erblickte sein *D. Gegenbauri* in HUXLEY's *D. denticulatum* (1851, S. 600 ff., Taf. XVIII, Fig. 5—9) und identifizierte damit ferner das *Doliolum*, welches FOL (1872, S. 8) bei Messina fischte. GEGENBAUR (1856, S. 306) und HERDMAN (1888, S. 39 und 45) sahen in HUXLEY's *D. denticulatum* dagegen eine von *D. Ehrenbergi* KROHN (= *D. denticulatum* Q. und G.) verschiedene Art, während KEFERSTEIN und EHLERS (1861, S. 53 ff.), GROBBEN (1882, S. 2) und auch BORGERT (1894, S. 23) wieder dieses und jenes für identisch hielten. Schließlich bezweifelte BORGERT (1894, S. 20) angesichts der mangelnden Beschreibung und zeichnerischen Wiedergabe von *D. Gegenbauri* durch FOL und ULIANIN, ob diese Form überhaupt eine selbständige Art repräsentiert und nicht vielmehr mit *D. Tritonis* identisch ist. Es sei gestattet, auf diese einander widersprechenden Ansichten etwas näher einzugehen.

Was zunächst Huxley's *D. denticulatum* anlangt, so geht aus der schönen, klaren Abbildung (1851, Taf. XVIII, Fig. 5) deutlich hervor, daß die gezeichnete Form nicht mit *D. Gegenbauri* Ulianin identisch ist, wie bereits Borgert (1894, S. 24) hervorhob[1]). Entscheidend sind die Anheftungspunkte der Kieme dorsal beim 2., ventral beim 3. Muskelreifen (und nicht beim 3. bezw. 5., wie es für *D. Gegenbauri* gelten würde), die in Huxley's Zeichnung aufs klarste wiedergegeben sind; ebenso bestimmt sind die (von *D. Gegenbauri* erheblich abweichende) Lage des Hodens und die Länge des Endostyls in der Abbildung zum Ausdruck gebracht.

Es kann ferner kein Zweifel darüber bestehen, daß Fol (1872) in seinem *Doliolum* nov. sp. ein *D. Gegenbauri* Ulianin vor sich hatte. Seine Abbildung (S. 8, Fig. 4) zeigt deutlich sowohl die dorsale Anheftung der Kieme beim 3. Muskelreifen (der Umschlag zum 5. Muskelreifen ventral ist nicht gezeichnet) und die charakteristische Lage des Hodens, als auch die für *D. Gegenbauri* geltende Länge des Endostyls.

Jedoch schon vor Fol ist *D. Gegenbauri*, und zwar durch Gegenbaur selbst, bekannt geworden. Die große Amme, an welcher Gegenbaur nicht nur die Lateralsprossen zuerst auffand, sondern auch den Entwickelungscyklus von *Doliolum* fast vollständig aufdeckte, war, wie ich bestimmt glauben möchte, nichts anderes als eine Amme jener Art, welche Ulianin, ohne es wohl erkannt zu haben, diesem ausgezeichneten Forscher zu Ehren benannte. Gegenbaur selbst (1856, S. 284) hielt diese Amme mit Krohn für identisch mit des letzteren *D. Troschelii* (= unserem *D. Mülleri* Krohn), während sie Grobben (1882, S. 38) und Ulianin (1884, S. 80, 133) als eine Amme von *D. denticulatum* ansehen. Dieser Deutung schließt sich auch Borgert (1894, S. 9, Anm.) an.

Wenn ich trotzdem die von Gegenbaur (1856), S. 284 ff. beschriebene, Taf. XIV, Fig. 1—3, und Taf. XV, Fig. 9—11 abgebildete Amme zu *D. Gegenbauri*, und nicht, wie Ulianin, Grobben und Borgert, zu *D. denticulatum* rechne, so geschieht das zunächst auf Grund der Abbildung (Taf. XIV, Fig. 3) vom „Endstück eines Keimstockes", dessen Lateral- und Mediansprossen, wie mir scheint, keinen Zweifel darüber bestehen lassen, daß die in Rede stehende Amme nicht *D. denticulatum* Q. u. G. angehört. Die Kiemenspalten der Mediansprossen beginnen dorsal beim 3. Muskelreifen, die ventrale Anheftung der Kieme ist nicht sichtbar. Entscheidender aber als jene in körperlicher Zeichnung schwierig wieder zu gebenden Verhältnisse der Kiemenspalten scheint mir die Darstellung des Endostyls zu sein. Gegenbaur hätte ganz gewiß nicht den Endostyl vom 2. bis 5. Muskelreifen verlaufend gezeichnet, wenn er, wie bei *D. denticulatum* Q. u. G., zwischen dem 2. und 4. gelegen hätte. So zeigt ihn ganz richtig seine Fig. 5 auf Taf. XIV an einem auch von Gegenbaur selbst als „*D. denticulatum*" bezeichneten, losgelösten (?) Mediansprößlinge[2]).

1) Das Tier ist verkehrt, mit der Ventralseite nach oben, orientiert.

2) Die Beschreibung, welche Gegenbaur (1856, S. 295) den Mediansprößlingen widmet, steht mit der Abbildung allerdings teils im Widerspruch. Während, wie es die am „Keimstock" gezeichneten Mediansprossen ausweisen, der Endostyl hinter dem 2. Muskelreifen beginnt und bis gegen den 5. verläuft, ferner die Kieme dorsal „etwa in der Höhe des 3. Muskelreifens beginnt", sah Gegenbaur sie „in der Gegend des 3. Muskelreifens an der Bauchseite" enden. Weiterhin giebt er an, daß die Mediansprossen (der großen Amme) sich „in die geschlechtslose Form des *D. Ehrenbergi* Krohn (= *D. denticulatum* Q. und G.) umbilden, so daß also *D. Troschelii* und *D. Ehrenbergi* Krohn (*D. denticulatum* Q. u. G.) identisch seien. Hiernach würden sich vielleicht die Widersprüche, die sich zwischen Abbildung (Taf. XIV, Fig. 3, 5) und Text (S. 295) ergeben, so erklären lassen, daß die Schilderung zum Teil nach einem freischwimmenden Mediansprößling von *D. denticulatum* Q. u. G., der in Fig. 5, Taf. XIV abgebildet ist, gegeben wurde. Darauf paßt sie auch, bis auf die Länge des Endostyls und den dorsalen Anheftungspunkt der Kieme. Ob übrigens dieses junge Pflegtier vom Rückenauswuchs der gezeichneten Amme entnommen wurde, geht nicht klar aus dem Zusammenhange hervor. Das „*D. denticulatum*" in der Figuren-

Ferner zeigen, soweit jetzt bekannt, nur die Lateralsprossen von *D. Gegenbauri* jene platten Auswüchse am Stiele, die auch GEGENBAUR Taf. XV, Fig. 9 und 10 charakteristisch darstellt.

Die Bemerkung GEGENBAUR's, daß von KROHN die große *Doliolum*-Form alsbald für die von ihm (KROHN) als *D. Troschelii* (unser *D. Mülleri* KROHN) beschriebene erkannt wurde, beweist dagegen deshalb nichts, weil nicht anzunehmen ist, KROHN habe Ammen von *D. Mülleri* vor sich gehabt, welche so weit entwickelte Knospen auf ihren Rückenauswüchsen trugen, daß ihm eine Identifizierung dieser Sprossen mit denen möglich war, die auf der in Rede stehenden Amme GEGENBAUR's saßen. Solche vollkommene Ammen von *D. Mülleri* sind wohl überhaupt noch nicht beobachtet worden (vergl. ULIANIN, 1884, S. 87). Dazu war von dem Darmtraktus der großen Amme, der den Unterschied hätte erkennen lassen, sicher längst keine Spur mehr zu finden. Außerdem sind Ammen von *D. Mülleri* KROHN von 1" Länge noch nicht bekannt geworden. Endlich aber sprechen die entwickelten Mediansprößlinge und GEGENBAUR's Angabe selbst, sie seien mit *D. denticulatum* identisch, durchaus dagegen, daß es sich um eine Amme von *D. Mülleri* handle.

Ferner erblicke ich auch darin ein Argument für die Zugehörigkeit jener Amme zu *D. Gegenbauri*, weil die Amme, welche ULIANIN (1884, S. 88) von KOWALEWSKY aus Villafranca erhielt, und die er selbst als identisch mit derjenigen ansieht, „an der GEGENBAUR seine Untersuchungen anstellte", ebenfalls zu *D. Gegenbauri* gehört, wie die Zeichnung ihrer Mediansprossen (ULIANIN, Taf. X, Fig. 1) durch den Kiemenverlauf auf das unzweideutigste ausweist. Es kann daher nur ein Versehen vorliegen, wenn ULIANIN trotz seiner eigenen klaren zeichnerischen Wiedergabe der thatsächlichen Verhältnisse jene Amme „aller Wahrscheinlichkeit nach" zu *D. Ehrenbergi* KROHN (= *D. denticulatum* Q. u. G.) rechnet und fernerhin noch schreibt: „Daß diese Ammen (die von GEGENBAUR und ULIANIN) der Art *D. Ehrenbergi* KROHN angehören, beweist am besten der Bau der an ihrem Körperauswuchse sitzenden Pflegtiere" (1884, S. 133).

Auch die von CHUN (1887, S. 42) bei Capri bezw. Ischia gefischten großen Ammen von 2,5 und 3 cm Länge, von denen die schönste, bisher noch unbestimmt, im Museum des Zoologischen Instituts der Universität Leipzig aufbewahrt wurde, gehören, wie ich mich überzeugen konnte, *D. Gegenbauri* an, und endlich waren sämtliche große Ammen, welche ich in Villafranca teils lebend, teils in konservierten Exemplaren von der Station zur Verfügung gestellt erhielt, solche von *D. Gegenbauri.*

Es existiert demnach sicher im Mittelmeer nur eine Ammenform von diesen ausgezeichneten Dimensionen, eben *D. Gegenbauri*, die von GEGENBAUR bei Messina, von CHUN bei Capri, von KOWALEWSKY, ULIANIN, BARROIS, KOROTNEFF und von mir in Villafranca gefangen wurde. Diese Ammen bilden das klassische Material für Untersuchungen über den Entwickelungscyklus von *Doliolum.*

Es muß weiterhin noch betont werden, daß *D. Gegenbauri* eine von *D. Tritonis* wohlunterschiedene Species darstellt. Das besondere Charakteristikum des ersteren liegt in der An-

---

erklärung aber spricht dafür, daß es vielmehr ein freischwimmendes Tier der genannten Art war, an welchem GEGENBAUR eben die Uebereinstimmung dieser Form mit den auf der Amme festsitzenden Mediansprossen darthun wollte. Das Versehen der Identifizierung seines *D. Troschelii* mit *D. Ehrenbergi* KROHN erscheint weniger auffällig, wenn man bedenkt, daß einmal junge Tiere vorlagen und dann die hohe systematische Bedeutung der Kieme noch nicht erkannt war.

heftung der Kieme ventral beim 5. Muskelreifen und in dem langen Endostyl, während es im übrigen alle Merkmale, besonders die Ausbildung des Darmtraktus und der Geschlechtsorgane, mit *D. Tritonis* teilt. Am nächsten steht *D. Gegenbauri* das von der Deutschen Tiefsee-Expedition erbeutete neue *D. Valdiviae*, welches von jenem allein durch seinen eigentümlich um den Darmtraktus geschlungenen Hoden unterschieden ist.

Amme: Mantel stark entwickelt. Muskelreifen im Alter enorm verbreitert. After im 7. Intermuskularraume gelegen. Rückenauswuchs bis 20 cm lang und mit Hunderten von Sprossen dicht besetzt. Stolo prolifer birnförmig und lang schnurförmig ausgezogen. Länge bis über 3 cm.

Geschlechtstier: Mantel zart. Kieme eine stark nach hinten vorgewölbte Lamelle, von zahlreichen (bis 70) Spalten durchbrochen, welche dorsal beim 3. Muskelreifen beginnen und ventral beim 5. Muskelreifen enden. Endostyl beginnt beim 2. Muskelreifen und erstreckt sich bis über die Mitte des 4. Intermuskularraumes. Darmtraktus eine Spiraltour beschreibend. After mündet beim 6. Muskelreifen aus. Ovar im 6. Intermuskularraume gelegen. Hoden wurstförmig, von hinten-unten nach oben-vorn bis in den 1. Intermuskularraum reichend. Länge bis 8,5 mm.

Pflegtier: Gleicht dem Geschlechtstier vollkommen. Ventralauswuchs kurz und dick.

Ernährtier: Stiel mit plattem, nach hinten gerichtetem Auswuchs.

Doliolum Valdiviae Neumann 1905[1]).

Hierzu Taf. XXIII, Fig. 8; Taf. XXIV, Fig. 2.

D. Valdiviae findet innerhalb des Subgenus *Dolioletta* seinen Platz in der Gruppe, die von *D. Gegenbauri* und *D. Tritonis* gebildet wird, und zu welcher außer ihm als zweite neue Form *D. Chuni* zu zählen ist. Diese 4 Formen sind einmal ausgezeichnet durch die dorsale Anheftung der Kieme beim 3. Muskelreifen, sodann aber auch durch ihren Darmtraktus: der äußerst kurze Oesophagus führt in einen großen, fast kugeligen Magen, aus welchem ein charakteristisch gewundener Enddarm tritt. Besonders nahe Beziehungen zeigt *D. Valdiviae* einerseits zu *D. Gegenbauri*, andererseits auch zu *D. Chuni*. Was die Verwandtschaft zu *D. Gegenbauri* anlangt, so hat es mit diesem nicht nur den langen Endostyl gemeinsam, der bei beiden Formen nahezu vom 2. bis fast zum 5. Muskelreifen reicht, sondern stimmt auch mit ihm in der Ausbildung der Kieme überein. Wenn ich es trotzdem wage, *D. Valdiviae* als selbständige Species aufzuführen, so bestimmt mich hierzu das eigentümliche Verhalten des Hodens, welches *D. Valdiviae* eben in nahe Beziehung zu *D. Chuni* bringt.

Während der Hoden bei *D. Gegenbauri*, ebenso wie bei *D. Tritonis*, von hinten-unten nach oben-vorn an der linken Körperseite hinzieht, erscheint er bei *D. Valdiviae* (ähnlich wie bei *D. Chuni*) an der Bauchseite in eigentümlicher Weise um den Darmtraktus gewunden (Taf. XXIII, Fig. 8). Er zieht vom Ovar, das hinter dem 6. Muskelreifen liegt, dicht an der linken unteren

1) So benannt nach dem Dampfer der Deutschen Tiefsee-Expedition.

Seite des Magens hin nach vorn, wendet sich in der Höhe der Eintrittsstelle des Oesophagus in den Magen in scharfer Biegung zurück, um wieder, dicht angeschmiegt, den Magen, dann das Ovar und schließlich den Enddarm zu umgreifen. Diese sonderbare, bisher noch bei keiner Form beobachtete Lage des Hodens wiesen sämtliche Geschlechtstiere der Form ganz übereinstimmend auf, so daß nicht anzunehmen sein dürfte, es handle sich um anormale Verhältnisse, etwa um degenerierte *D. Gegenbauri*, was übrigens auch dadurch unwahrscheinlich wird, daß eben auch eine 2. Form, *D. Chuni*, ähnliche Ausbildung des Hodens besitzt. In ihrer Größe und in der reichen Zahl der Kiemenspalten scheint sich *D. Valdiviae* ebenfalls eng an *D. Gegenbauri* anzuschließen.

Auf eine Eigentümlichkeit, die ich nur noch bei *D. Chuni* beobachtet habe, sei noch hingewiesen. Sie betrifft die blasige Auftreibung des Flimmerkanals vor seiner Ausmündung in die Flimmergrube (vergl. Taf. XXIII, Fig. 9).

Amme: Unbekannt.

Geschlechtstier: Mantel schwach entwickelt. Kieme eine sehr stark (bis zum 6. Muskelreifen) nach hinten vorgewölbte, mit vielen (bis 75) Spalten durchbrochene Lamelle, welche dorsal eben dicht hinter dem 3., ventral bei dem 5. Muskelreifen angeheftet ist. Endostyl beginnt eben kurz hinter dem 2. und reicht bis nahe an den 5. Muskelreifen nach hinten. Darm eine Spiraltour beschreibend und beim 6. Muskelreifen ausmündend. Ovar im 6. Intermuskularraume gelegen. Hoden wurstförmig, an der ventralen Körperseite den Darmtraktus beiderseits eng umfassend. Länge bis 6 mm.

Pflegtier: Dem Geschlechtstiere vollkommen gleich. Ventralauswuchs kurz und dick.

Ernährtier: Unbekannt.

Doliolum Tritonis HERDMAN 1888.

Doliolum denticulatum Q. u. G., HERDMAN (1883, S. 101—112, Taf. XVIII—XX).
Doliolum denticulatum Q. u. G., MÖBIUS (1887).
Doliolum Tritonis HERDMAN (1888, S. 47, Taf. III, Fig. 3).
Doliolum Tritonis HERDMAN, TRAUSTEDT (1893, S. 4, Taf. I, Fig. 10).
Doliolum Tritonis HERDMAN, BORGERT (1894, S. 19, Taf. VI, Fig. 17 u. 18).

D. Tritonis wurde zuerst von HERDMAN beschrieben und als selbständige Art aufgestellt. Sie ist zweifellos auch als solche anzusehen. Wenn HERDMAN Individuen beobachtete, deren Kiemenspalten ventral bis nahe an den 4. Muskelreifen reichten, und BORGERT berichtet, daß eine ganze Anzahl seiner *D. Tritonis* die ventrale Anheftung der Kieme am 5. Muskelreifen zeigten, so sind diese letzteren Abweichungen vom normalen Verhalten (Kieme ventral in der Mitte zwischen 4. und 5. Muskelreifen angeheftet) allerdings geeignet, den Unterschied zwischen *D. Tritonis* und *D. Gegenbauri* zu verwischen, aber nicht zu beseitigen. Denn durch die verschiedene Länge des Endostyls dürften beide immer noch auseinander zu halten sein. Er ist bei *D. Tritonis* erheblich kürzer als bei *D. Gegenbauri*, da er dort erst hinter der Mitte des 2. Intermuskularraumes beginnt und sich bis über die Mitte des 4. erstreckt. Ferner zeichnen sich

die Individuen von *D. Tritonis*, welche mir vorlagen, durch einen enorm dicken Enddarm aus, dessen Querschnitt dem des runden Magens fast nicht nachsteht. Aehnliches findet sich, soviel ich beobachten konnte, bei *D. Gegenbauri* nie. Durch die gleiche Ausbildung des Hodens stehen beide Formen aber zweifellos innerhalb der Gruppe *D. Gegenbauri — Valdiviae — Tritonis — Chuni* des Subgenus *Dolioletta* einander am nächsten.

Amme: Unbekannt.

Geschlechtstier: Mantel schwach entwickelt. Kieme eine sehr stark nach hinten vorgewölbte, mit vielen Spalten durchbrochene Lamelle, die dorsal beim 3., ventral in der Mitte zwischen dem 4. und 5. Muskelreifen (etwas weiter vorn oder etwas mehr nach hinten) angeheftet ist. Endostyl beginnt etwas hinter der Mitte des 2. und erstreckt sich bis in die Mitte des 4. Intermuskularraumes. Darm eine Spiraltour beschreibend. Ovar im 6. Intermuskularraum gelegen. Hoden wurstförmig, von hinten-unten nach oben-vorn verlaufend. Länge bis 12 mm.

Pflegtier: Dem Geschlechtstier vollkommen ähnlich. Ventralfortsatz kurz und dick.

Ernährtier: Unbekannt.

Doliolum Chuni Neumann 1905.

Hierzu Taf. XXIII, Fig. 9 u. 10; Taf. XXIV, Fig. 3.

Wie *D. Valdiviae*, so schließt sich auch diese neue Form nach der dorsalen Anheftung der Kieme und in der Ausbildung des Darmtraktus der Gruppe an, welche innerhalb des Subgenus *Dolioletta* bisher durch *D. Gegenbauri* und *D. Tritonis* gebildet wurde. Wie ferner *D. Valdiviae* zu *D. Gegenbauri* in besonders enger Beziehung steht, so findet *D. Chuni* seinen nächsten Verwandten in *D. Tritonis* und ähnelt, wie schon erwähnt, in der Lage seines Hodens *D. Valdiviae.*

Wenn bei *D. Gegenbauri* und *D. Valdiviae* die Kiemenlamelle ventral am 5., bei dem typischen *D. Tritonis* in der Mitte zwischen 4. und 5. Muskelreifen angeheftet ist, so finden wir sie bei *D. Chuni* bis zum 4. Muskelreifen vorgerückt.

In der geringeren Länge des Endostyls gleicht *D. Chuni* ganz *D. Tritonis* und unterscheidet sich hierin sowohl von *D. Gegenbauri* als auch von *D. Valdiviae.* Sein besonderes Charakteristikum besitzt *D. Chuni*, ähnlich wie *D. Valdiviae*, insofern im Hoden, als dieser in scharfem Gegensatz zu *D. Gegenbauri* und ebenso zu *D. Tritonis* an der Bauchseite sich um den Darmtraktus schlingt, jedoch (im Gegensatz zu *D. Valdiviae*) nur linksseitig. Er zieht vom Ovar, das hinter dem 6. Muskelreifen liegt, in weitem Bogen um die linke Seite des Darmtraktus, schlägt sich nahe bei dem 4. Muskelreifen nach hinten um und endet ebenso weit vor dem 5. Muskelreifen. Die mir vorliegenden, völlig normal entwickelten Geschlechtstiere der Art zeigen übereinstimmend diese Lagerung des Hodens, so daß es auch hier ausgeschlossen erscheint, es möchte sich um pathologische Bildungen degenerierter Individuen handeln. Daß auch bei *D. Chuni*, wie bei *D. Valdiviae*, der Flimmerkanal vor der Flimmergrube blasig aufgetrieben erscheint, wurde schon erwähnt.

Amme: Unbekannt.

Geschlechtstier: Mantel dünn, aber fest. Kieme eine sehr stark nach hinten vorgewölbte, mit vielen (bis 90) Spalten jederseits durchbrochene, Lamelle, welche dorsal eben hinter dem 3., ventral am 4. Muskelreifen angeheftet ist. Endostyl beginnt kurz vor dem 3. und reicht bis über die Mitte zwischen den 4. und 5. Muskelreifen. Darm eine Spiraltour beschreibend, hinter dem 6. Muskelreifen ausmündend. Ovar im 6. Intermuskularraum gelegen. Hoden schlauchförmig, umgreift in weitem Bogen den Darmtraktus an der linken ventralen Körperseite. Länge bis 7 mm.

Pflegtier: Dem Geschlechtstier vollkommen ähnlich. Ventralauswuchs kurz und breit.

Ernährtier: Unbekannt.

Doliolum Nationalis BORGERT 1893.

Doliolum Challengeri HERDMAN var. TRAUSTEDT (1893, S. 3, 4, Taf. I, Fig. 14).
Doliolum Nationalis BORGERT (1893, S. 406 ff.; 1894, S. 21, Taf. V, Fig. 1—8).

Diese zuerst von der Plankton-Expedition und fast gleichzeitig von BORGERT im Mittelmeer erbeutete Form steht in ihrer Organisation *D. denticulatum* am nächsten, von dem sie wesentlich durch die ventrale Anheftung der Kieme in der Mitte des 4. Intermuskularraumes unterschieden ist. Außerdem sind die Individuen durchgehends kleiner als die von *D. denticulatum*, woraus eine geringere Zahl von Kiemenspalten resultiert. Endlich scheint mir in den meisten Fällen der Hoden kürzer und plumper zu sein, als bei *D. denticulatum*.

Amme: Unbekannt.

Geschlechtstier: „Mantel dünn und von fester Konsistenz. Kieme eine nach hinten stark vorgewölbte Lamelle jederseits der Mittellinie, mit zahlreichen Spalten, welche an der Rückenseite bei dem 2. Muskelreifen beginnen, ventral zwischen dem 4. und 5. Muskelringe endigen. Endostyl etwa vom 2. bis an den 4. Muskelreifen reichend. Darm knieförmig gebogen, bei dem 6. Muskelringe auf der rechten Körperseite ausmündend. Ovarium im 6. Intermuskularraume gelegen. Hoden von gestreckter wurstförmiger oder keulenförmiger Gestalt und wechselnder Länge, parallel zur Längsachse des Körpers nach vorn verlaufend. Länge 3 mm und darüber." (BORGERT, 1894, S. 21.)

Pflegtier: Dem Geschlechtstier vollkommen ähnlich. Ventralauswuchs kurz und dick.

Ernährtier: Unbekannt.

Doliolum denticulatum QUOY und GAIMARD 1835.

Hierzu Taf. XXIV, Fig. 1.

Doliolum denticulatum Q. u. G. (1835, S. 599 ff., Taf. LXXXIX, Fig. 25—28).
Doliolum denticulatum Q. u. G., HUXLEY (1851, S. 600 ff., Taf. XVIII, Fig. 5—9).
Doliolum denticulatum Q. u. G., KROHN (1852, S. 57, 58, Taf. II, Fig. 1—3).

Doliolum denticulatum Q. u. G., Gegenbaur (1856, Taf. XIV, Fig. 4 u. 5).
Doliolum denticulatum Q. u. G., Keferstein und Ehlers (1861, S. 65, Taf. IX, Fig. 1—3, 8).
Doliolum denticulatum Q. u. G., Grobben (1882, S. 6—55, 74, Taf. I, Fig. 1—5; Taf. II, Fig. 7, 8; Taf. IV, Fig. 19 u. 20).
Doliolum denticulatum Q. u. G., Herdman (1888, S. 44).
Doliolum denticulatum Q. u. G., Borgert (1894, S. 22 ff.).
Doliolum Ehrenbergi Krohn (1852, S. 57, Amme).
Doliolum Ehrenbergi Krohn, Gegenbaur (1856, S. 297 ff.).
Doliolum Ehrenbergi Krohn, Ussow (1876, Taf. III, Fig. 21).
Doliolum Challengeri Herdman, Traustedt (1893, S. 4, Taf. I, Fig. 12 u. 13).

Indem ich mich den beachtenswerten kritischen Ausführungen Borgert's (1893, S. 402 ff.; 1894, S. 22 ff.) über die Verwirrung, welche in der Litteratur in Bezug auf die in Rede stehende Form herrscht, anschließe, wähle ich für sie gleich Keferstein und Ehlers, Grobben und Borgert die Bezeichnung „*D. denticulatum*" Quoy und Gaimard. Bemerken möchte ich zu jenen Ausführungen nur, daß, wie bereits dargethan wurde, das *D. Troschelii* Gegenbaur's (große Amme) nicht als *D. denticulatum*, sondern als *D. Gegenbauri* anzusehen sein dürfte.

Was die Charakteristik anlangt, so sei bezüglich des Hodens darauf hingewiesen, daß sowohl Krohn, als auch Grobben und Ulianin übereinstimmend angeben, er reiche bis zum 4. Muskelreifen nach vorn. Borgert ersetzt diese Angabe durch die Bestimmung (1894, S. 25): „Hoden von wechselnder Länge", und zwar auf Grund der Berichte von Keferstein und Ehlers und Huxley über die verschiedene Länge desselben, und ferner deshalb, weil er selbst in dem Material der Plankton-Expedition Exemplare von *D. denticulatum* beobachtete deren Hoden „kaum bis an den 5. Muskelring", und wieder andere, bei denen er bis an den 2. oder „gar bis zwischen den 1. und 2. Muskelreifen nach vorn" reichte (1893, S. 406). Ich kann die Beobachtungen Borgert's vollkommen bestätigen, möchte dem jedoch noch etwas hinzufügen.

Unter den Doliolen, welche aus dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition zu *D. denticulatum* zu zählen sind, finden sich 2 in mancher Hinsicht differente Formen. Die einen besitzen die Charaktere, welche die älteren Forscher dieser Form zuschreiben: Tiere von mittlerer Größe (bis 5 mm), deren Kiemenlamelle bis 45 Spalten aufweist, und die einen keulenförmigen Hoden besitzen, der etwa bis zum 4. Muskelreifen sich erstreckt. Daneben fanden sich aber auf einer großen Anzahl Stationen — oft zu ungeheuren Schwärmen vereinigt — Tiere vor, die wesentlich größer und kräftiger waren (Taf. XXIV, Fig. 1). Ihre Länge beträgt durchschnittlich 8—9 mm, die Zahl der Kiemenspalten dreht sich etwa um 80—85, es sind aber auch Tiere mit 98—100 Kiemenspalten — wohl die höchste bis jetzt beobachtete Zahl — nicht allzuselten. Ferner aber ist es besonders der Hoden, welcher diese Formen von dem bisher als typisch betrachteten *D. denticulatum* unterscheidet. Ich habe bei jenen den Hoden niemals keulenförmig angeschwollen oder im ausgebildeten Tiere nur etwa bis zum 4. Muskelreifen reichend beobachtet, sondern ihn stets dünn-stabförmig und regelmäßig bis zum 2. Muskelreifen, oft darüber hinaus in den 1. Intermuskularraum sich erstreckend angetroffen. Es ist diese letztere Form zweifellos diejenige, welche Huxley so charakteristisch abbildet (1851, Taf. XVIII, Fig. 5), mit allen den Merkmalen, die eben angeführt wurden: mit dem bis in den 1. Intermuskularraum reichenden Hoden, bei einer Länge des Tieres von $^1/_6$—$^1/_3$ englische Zoll[1]) (S. 600).

1) 1 engl. Zoll = 25 mm, also bis 8,3 mm.

Diese Abweichungen von dem typischen, offenbar häufigeren, kleineren *D. denticulatum* veranlaßten wahrscheinlich GEGENBAUR und HERDMAN, HUXLEY's *D. denticulatum* als nicht identisch mit *D. Ehrenbergi* KROHN, also mit dem *D. denticulatum* Q. und G. anzusehen. Wir werden nach alledem wohl annehmen dürfen, daß es 2 Formen von *D. denticulatum* giebt, eine kleinere mit kurzem, keulenförmigen Hoden und geringerer Anzahl Kiemenspalten, neben einer größeren und kräftigeren, mit sehr langem, stabförmigem Hoden [1]), und einer von sehr vielen Spalten durchbrochenen Kieme. Da die typische Anheftung der Kiemenlamelle (dorsal beim 2., ventral beim 3. Muskelreifen) aber bei der letzteren Form auch festgehalten wird, so liegt kein Grund vor, sie als neue Art abzutrennen.

Amme: Mantel dick und fest. Darmtraktus gestreckt, Oesophagus wenig nach aufwärts gebogen. After unterhalb des 8. Muskelreifens mündend. Stolo prolifer birnförmig.

Geschlechtstier: Mantel schwach entwickelt, aber fest. Kieme eine sehr stark nach hinten vorgewölbte, jederseits von sehr vielen (bis 100) Spalten durchbrochene Lamelle, welche dorsal beim 2., gewöhnlich etwas vor demselben, ventral beim 3. Muskelreifen angeheftet ist. Endostyl vom 2. bis an den 4. Muskelreifen reichend. Darm knieförmig gebogen, After beim 6. Muskelreifen ausmündend. Ovarium im 6. Intermuskularraume gelegen. Hoden entweder von keulenförmiger Gestalt und bis zum 4. Muskelreifen reichend, oder stabförmig sich bis zum 2. Muskelreifen oder darüber hinaus parallel zur Längsachse des Körpers nach vorn erstreckend. Länge bis 9 mm.

Pflegtier: Dem Geschlechtstier vollkommen ähnlich. Ventralauswuchs kurz und breit.

Ernährtier: „Tief, löffelförmig; Stiel desselben kurz und schuppenförmig verbreitert. Darmschlinge weit. After höher als der Oesophaguseingang." (GROBBEN, 1882, S. 74.)

Unbestimmbare Formen.

Dank der sorgfältigen Konservierung des *Doliolum*-Materials der Deutschen Tiefsee-Expedition war es möglich, die Geschlechts-, Pflege- und die wenigen Ernährtiere vollzählig zu bestimmen. Nur die alten Ammen, welche bekanntlich aller inneren, zur Erkennung nötigen Organe entbehren und nur noch einen kontinuierlichen Muskelcylinder repräsentieren, setzen der ordnenden Thätigkeit Widerstand entgegen. Da es nur dann möglich ist, die Zugehörigkeit einer alten Amme zu einer Species anzugeben, wenn der Rückenfortsatz so weit entwickelte Sprossen trägt, daß deren systematische Merkmale hervortreten, diese Voraussetzung aber leider bei den Ammen, welche die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutet hatte, in keinem einzigen Falle erfüllt war, erschien es von vornherein ausgeschlossen, sie systematisch unterzubringen. Die Rückenfortsätze der meisten Ammen sind klein, wahrscheinlich meist durch die Netze verletzt und dann nur mit den jüngsten Knospenstadien zum Teil besetzt, nach denen eine Bestimmung unmöglich ist.

1) Der Hoden erwies sich natürlich auch dann nicht keulenförmig ausgebildet, wenn er auf der Höhe seiner Entwickelung stand und mit Sperma erfüllt war.

Uebersicht.

Es dürfte vielleicht nicht ganz uninteressant sein, einen vergleichend-systematischen Ueberblick über die bisher bekannt gewordenen *Doliolum*-Formen zu geben, um dabei besonders die verschiedene Ausbildung der systematisch bedeutungsvollen Organe, vornehmlich der Kieme und des Hodens, ins Auge zu fassen. Auf Grund der Thatsache, daß in der Reihe der Doliolen die Kieme entweder eine fast gerade gestreckte oder stark nach hinten segelförmig vorgewölbte Lamelle abgiebt, stellte Borgert die Untergattungen *Doliolina* und *Dolioletta* auf. Im Lichte der ontogenetischen Entwickelung betrachtet, stellt sich, wie schon im entwickelungsgeschichtlichen Teile (S. 185) gelegentlich ausgeführt wurde, dieser systematische Hauptunterschied so dar, daß die sich sehr bald zur Kloakalhöhle vereinigenden, ursprünglich paarig angelegten Peribranchialeinstülpungen bei den Formen des Subgenus *Doliolina* weder dorsal noch ventral über den 5. Muskelreifen hinaus vordringen, sondern in der Ebene dieses Muskelringes der Hinterwand der Pharyngealhöhle begegnen und sich ihr in ihrer ganzen Breite anlegen, so daß wir mit Ausnahme von *D. indicum* bei sämtlichen Formen der genannten Untergattung (*D. rarum, Mülleri, Krohni* und *intermedium*) eine Kiemenlamelle erhalten, deren dorsale und ventrale Anheftung beim 5. Muskelreifen liegt. Nur eben *D. indicum* verhält sich in der dorsalen Anheftung der Kieme beim 6. Muskelreifen zum Teil abweichend; bei ihm hat also die Kloakaleinstülpung in ihrem dorsalen Abschnitte noch nicht den 5., sondern nur den 6. Muskelreifen erreicht. Nun brechen im einfachsten Falle (bei *D. rarum* und *indicum*) 5 weite Kiemenspalten durch die verschmolzene Pharyngeal- und Kloakalwand. Wir dürften wohl nicht fehl gehen, wenn wir angesichts der großen Uebereinstimmung im Bau ihrer Kieme mit der der Ammen diese beiden Formen als die phylogenetisch ältesten ansehen, und zwar erscheint *D. indicum* deshalb als die primitivere von beiden, weil eben, wie bemerkt, die dorsale Anheftung der Kieme beim 6. Muskelreifen liegt. Denn der 6. Muskelreifen des Geschlechts- (bezw. auch des Pfleg-)tiers entspricht offenbar (nach der Lage des Ganglions der Ammen im 4. Intermuskularraume, hier im 3.) dem 7. Muskelringe der Amme, bei welchem ihre Kieme stets befestigt ist; daher findet sich auch nur bei *D. indicum* eine schwach von hinten-oben (6. Muskelreifen) nach unten-vorn (5. Muskelreifen) schräg stehende Kiemenlamelle, wie sie die Ammen besitzen. Die Zahl der Kiemenspalten wächst dann bei *D. Mülleri* (14) und steigt bei *D. Krohni* und *intermedium* auf 45 an, unter gleichzeitiger Oberflächenvergrößerung der Kieme, die sich deshalb bereits schwach nach hinten vorwölbt oder (bei *D. Krohni* mit dem horizontal liegenden Hoden, vergl. S. 214) schön S-förmig geschwungen erscheint.

Die hier angebahnte Oberflächenvergrößerung der Kieme — darauf dürfte der phylogenetische Entwickelungsprozeß hinaus gelaufen sein — erweist sich ins Extrem getrieben bei den Formen des Subgenus *Dolioletta*. Die stark nach hinten segelförmig vorgewölbte Lamelle kommt dadurch zu stande, daß einmal die ventral gerichteten (zur Kloakalhöhle vereinigten) Peribranchialtaschen weit in das Knospeninnere vordringen, und sodann, weil die Kloakalhöhle in ihrem dorsalen Teile 2 röhrenförmige Divertikel ausbildet, welche sich zu beiden Seiten des Ganglions zwischen Epidermis und Pharyngealhöhle vorschieben. Aus dem verschieden tiefen Vordringen der ventralen Peribranchialsäcke und der dorsalen Kloakendivertikel in den einzelnen Formen resultieren die systematisch wichtigen „Anheftungspunkte“ der Kieme.

Was zunächst das Vordringen der dorsalen Kloakalrohre anlangt, so sehen wir es in der Reihe der Formen des Subgenus *Dolioletta* gleichsam in 3 Etappen erfolgen. Wir finden die Divertikel vorgeschoben bis zum 3. (bei *D. Gegenbauri, Valdiviae, Tritonis, Chuni*) oder bis zum 2. Muskelreifen (bei *D. Nationalis, denticulatum* und *Challengeri*), oder endlich gar bis in die Mitte des 1. Intermuskularraumes (bei *D. affine* und *Ehrenbergi* ULIANIN). Die ventralen Peribranchialtaschen machten auf ihrem (phylogenetischen) Wege ins Innere der Knospe gleichsam noch öfter Station. Wir treffen die blinden Enden der Einstülpungen zuerst beim 5. (*D. Gegenbauri* und *Valdiviae*), dann in der Mitte zwischen dem 4. und 5. (bei *D. Tritonis* und *Nationalis*), dann am 4. (bei *D. Chuni*), schließlich am 3. (bei *D. denticulatum, Challengeri* und *affine*) und endlich gar fast am 1. Muskelreifen (bei *D. Ehrenbergi* ULIANIN).

Ueberblicken wir auch noch die Ausbildungsweise des Hodens, so ergiebt sich, daß 4 Typen vorherrschen. Er ist entweder kurz und birnförmig, oder länger und keulenförmig, oder endlich sehr lang und schlauch- oder stabförmig und in diesem Falle entweder gerade gestreckt oder schleifenförmig zusammengelegt. Die erstere Ausbildung in „birnförmiger Gestalt" ist auf das Subgenus *Doliolina* (*D. Mülleri* und *Krohni*), die letztere (die zusammengelegt-schlauchförmige) auf das Subgenus *Dolioletta* (*D. Valdiviae* und *Chuni*) beschränkt. Zwischen diesen beiden extremen Verhalten vermittelt auf der einen Seite zunächst der geradegestreckt-schlauchförmige Hoden, wie ihn *D. Gegenbauri* und *Tritonis* (von hinten-unten nach oben-vorn verlaufend) und die großen Formen von *D. denticulatum* (parallel zur Längsachse des Körpers nach vorn verlaufend) besitzen; auf der anderen Seite der kurze, keulenförmige Hoden, wie er bei den kleineren Formen von *D. denticulatum* und bei *D. Nationalis* vorliegt. Der Hoden, wie ihn die 3 nahe verwandten Formen des Subgenus *Doliolina* (*D. rarum, intermedium* und *indicum*) aufweisen, liegt gewissermaßen wieder zwischen den letztgenannten Ausbildungsweisen, er hat die relative Länge mit der ersteren, mit der zweiten seine Keuligkeit gemeinsam[1]).

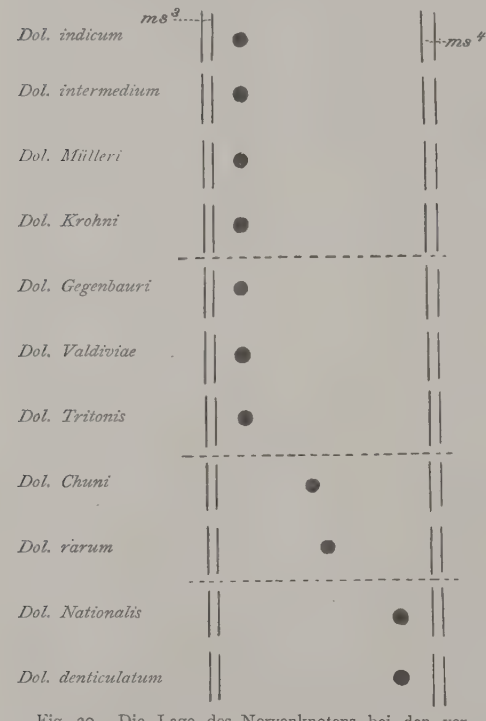


Fig. 20. Die Lage des Nervenknotens bei den verschiedenen Arten. Schematisch.

Daß endlich mit den Gruppen und in ihnen auch die Länge des Endostyls wechselt, sei nur hervorgehoben.

Auf eins aber darf ich vielleicht noch aufmerksam machen, wie sich nämlich die näheren Beziehungen gewisser Formen zu einander sehr deutlich auch in der Lage des Nervenknotens aussprechen. Bekanntlich liegt das Ganglion bei *Doliolum* im 3. Intermuskularraume. Bei genauerem Zusehen finden wir es bei den einzelnen Arten mit großer Konstanz bald mehr

1) Die von der Deutschen Tiefsee-Expedition nicht erbeuteten Formen (*D. Challengeri, affine* und *Ehrenbergi* ULIANIN) konnte ich hierbei nicht berücksichtigen (ebenso nicht bei der folgenden Uebersicht über die Lage des Nervenknotens), weil HERDMAN darüber nichts angiebt und in seinen schematischen Skizzen (1888, Taf. III, Fig. 1—6) die Geschlechtsorgane überhaupt nicht eingezeichnet sind.

nach dem 3., bald mehr nach dem 4. Muskelreifen gerückt, und zwar läuft diese Ortsveränderung immer parallel den übrigen Charakteren, so daß eben verwandte Formen auch dieselbe Lage des Nervenknotens zeigen (Textfig. 20). Demnach treffen wir das Ganglion mit Ausnahme von *D. rarum* bei den Formen des Subgenus *Doliolina* (*D. indicum, intermedium, Mülleri* und *Krohni*) sehr nahe am 3. Muskelreifen. Diese Lage weisen die unter sich verwandten Formen *D. Gegenbauri, Valdiviae* und *Tritonis* ebenfalls auf. Gerade umgekehrt, am 4. Muskelreifen sehen wir den Nervenknoten gelegen bei den sich sehr nahe stehenden *D. denticulatum* und *Nationalis*. Zwischen beiden extremen Lagen vermittelt einerseits vom Subgenus *Doliolina D. rarum*, andererseits *D. Chuni* vom Subgenus *Dolioletta* dadurch, daß ihr Nervenknoten seinen Platz in der Mitte zwischen dem 3. und 4. Muskelreifen findet, bei *D. rarum* etwas dem 4. genähert.

Bestimmungstabelle für Geschlechts- und Pflegtiere[1]).

Subgenus ***Doliolina.*** Kieme eine nahezu gerade gestreckte, aufrecht stehende Lamelle.

I. Darmkanal gestreckt. Hoden des Geschlechtstieres von schlauch- bis keulenförmiger Gestalt, parallel zur Längsachse des Körpers verlaufend.
  1) Jederseits 5 Kiemenspalten . . . . . *D. rarum* Grobben.

II. Darmkanal U-förmig gebogen.
  a) Hoden des Geschlechtstieres von schlauch- bis keulenförmiger Gestalt, parallel zur Längsachse des Körpers verlaufend.
    2) Jederseits 5 Kiemenspalten . . . . . *D. indicum* Neumann.
    3) Jederseits mehr als 12 und bis 45 Kiemenspalten *D. intermedium* (Neumann).
  b) Hoden des Geschlechtstieres von gedrungener birn- oder keulenförmiger Gestalt, in eine Aussackung an der ventralen Körperseite hineinragend[2]).
    4) Jederseits 10—14 Kiemenspalten. Endostyl kurz *D. Mülleri* Krohn.
    5) Jederseits mehr als 12 und bis 45 Kiemenspalten. Endostyl lang . . . . . *D. Krohni* Herdman.

Subgenus ***Dolioletta.*** Kieme eine nach hinten stark segelförmig vorgewölbte Lamelle.

I. Die Kiemenspalten beginnen dorsal beim 5. Muskelreifen.
  a) Die Kiemenspalten enden ventral beim 5. Muskelreifen.
    6) Hoden des Geschlechtstieres von gestreckter schlauchförmiger Gestalt, von hinten-unten nach vorn-oben schräg verlaufend . . . . . *D. Gegenbauri* Ulianin.

1) Unter teilweiser Benutzung der von Borgert (1894, S. 26, 27) gegebenen.
2) Bei *D. Krohni* zuweilen auch horizontal gestellt, bei S-förmig geschwungener Kiemenlamelle.

7) Hoden des Geschlechtstieres von schlauchförmiger Gestalt, um den Darmtraktus geschlungen — *D. Valdiviae* NEUMANN.

b) Die Kiemenspalten enden ventral zwischen dem 4. und 5. Muskelreifen.

8) Hoden des Geschlechtstieres von gestreckter, schlauchförmiger Gestalt, von hinten-unten nach vorn-oben schräg verlaufend . . . . . — *D. Tritonis* HERDMAN.

c) Die Kiemenspalten enden ventral beim 4. Muskelreifen.

9) Hoden des Geschlechtstieres von schlauchförmiger Gestalt, um den Darmtraktus geschlungen — *D. Chuni* NEUMANN.

II. Die Kiemenspalten beginnen dorsal beim 2. Muskelreifen, eben vor oder hinter demselben.

10) Die Kiemenspalten enden ventral zwischen dem 4. und 5. Muskelreifen . . . . . — *D. Nationalis* BORGERT.

11) Die Kiemenspalten enden ventral am 3. Muskelreifen . . . . . — *D. denticulatum* Q. u. G.

12) Die Kiemenspalten enden ventral am 3. Muskelreifen . . . . . — *D. Challengeri* HERDMAN[1]).

III. Die Kiemenspalten beginnen dorsal in der Mitte des 1. Intermuskularraumes.

13) Die Kiemenspalten enden ventral am 3. Muskelreifen . . . . . — *D. affine* HERDMAN.

14) Die Kiemenspalten enden ventral vor dem 1. Muskelreifen . . . . . — *D. Ehrenbergi* ULIANIN (non KROHN).

II. Horizontale Verbreitung.

Nicht nur hinsichtlich der Zahl der erbeuteten *Doliolum*-Arten hat, wie der systematische Abschnitt gezeigt haben dürfte, die Deutsche Tiefsee-Expedition ein überaus günstiges Resultat erzielt, sondern auch bezüglich der Verbreitung der verschiedenen Formen.

Was das Auftreten von *Doliolum* im Atlantischen Ocean anlangt, so waren bisher aus seinen Gewässern 8 Species bekannt, nämlich *D. rarum, intermedium, Krohni, Tritonis, Nationalis, denticulatum, Challengeri* und *Ehrenbergi* ULIANIN[2]). Die „Valdivia" erbeutete im Atlantischen Ocean davon 4 Arten, und zwar *D. rarum, Krohni, Nationalis* und *denticulatum*, und außerdem wies sie hier 2 Formen nach, die bisher nur aus dem Mittelmeer bekannt geworden waren:

1) Dürfte wohl keine selbständige Art repräsentieren. Vergl. auch BORGERT (1894, S. 4, Anm.).

2) Bezüglich der Existenz von *D. Challengeri* und *D. Ehrenbergi* ULIANIN konnte schon BORGERT (1894, S. 28) „gewisse Bedenken nicht unterdrücken".

D. Mülleri und *Gegenbauri.* Dazu kommen endlich aus dem Atlantischen Ocean noch 2 völlig neue Formen, die als *D. Valdiviae* und *D. Chuni* bezeichnet wurden.

Aus dem Indischen Ocean sind, soweit ich die Litteratur kenne, bisher bestimmte Arten, obwohl gefischt, nicht namhaft gemacht worden. Die Deutsche Tiefsee-Expedition wies in diesen unerforschten Gebieten einen Reichtum an Arten nach, der dem des Atlantischen und Pacifischen Oceans nicht nur nicht nachsteht, sondern diesen sogar übertrifft. Es wurden nicht weniger als 9 verschiedene Formen gefischt, von denen 7 aus anderen Meeren bekannt gewordenen Arten angehören. Es sind *D. rarum, intermedium, Mülleri, Krohni, Gegenbauri, Tritonis* und *denticulatum.* Die beiden neuen Formen wurden *D. indicum* und *Chuni* genannt.

Doliolum rarum Grobben.

Doliolum rarum, das seit langem nur aus dem Mittelmeere bekannt war, dann durch die Plankton-Expedition zuerst auch für den Atlantischen Ocean (im Gebiete der Sargasso-See und im Südäquatorialstrome) nachgewiesen wurde, erbeutete die „Valdivia" im Atlantischen Ocean nur bei San Thomé. Im Indischen Ocean dagegen wurde es auf dem ganzen Wege, jedoch immer in relativ geringer Anzahl, beobachtet, und zwar zuerst im indischen Südäquatorialstrome bei den Cocosinseln. Weiterhin fischte man es im indischen Gegenstrome bei den Chagosinseln und bei den Seychellen. Endlich wurde es auch im Sansibarkanal aufgefunden.

Doliolum indicum Neumann.

D. indicum wurde nur an einigen Stationen des Indischen Oceans vereinzelt angetroffen. Zum ersten Male lernte man es im indischen Südäquatorialstrome bei den Cocosinseln kennen. Ferner wurde es im südlichsten Teile der Bai von Bengalen konstatiert. Aus dem indischen Gegenstrome gelangte es zweimal, und zwar nördlich von dem Chagos-Archipel und dann bei den Seychellen, zur Beobachtung. Schließlich fischte man diese neue Form auch im Sansibarkanal und im Golfe von Aden.

Doliolum intermedium (Neumann).

Das von der Plankton-Expedition an 10 Stationen besonders der nördlicheren Gebiete des Atlantischen Oceans erbeutete *D. intermedium* fing die „Valdivia" nur auf einer Station des Roten Meeres.

Doliolum Mülleri Krohn.

D. Mülleri, bisher nur aus dem Mittelmeer als dessen gemeinste Art bekannt, wurde von der Deutschen Tiefsee-Expedition sowohl für den Atlantischen als auch Indischen Ocean nachgewiesen. Was seine Verbreitung im Atlantischen Ocean anlangt, so wurde es vom Golfe von Biscaya an längs der ganzen Westküste Afrikas erbeutet. Es kommen also in Betracht der Golf- und Guineastrom, das Flachwasser der Agulhasbank und besonders die Simonsbucht, wo diese Form in großer Anzahl mit vielen Ammen und mehreren Larven zusammen an der Oberfläche gefischt wurde. Im Indischen Ocean fand man *D. Mülleri* im Binnenmeere von Westsumatra und im südlichen Teile der Bai von Bengalen.

Doliolum Krohni HERDMAN.

D. Krohni, das vom „Challenger“ zuerst auf 2 Stationen des Pacifischen Oceans erbeutet worden war, wurde von der Plankton-Expedition in großer Menge in fast allen von ihr durchforschten Teilen des Atlantischen Oceans angetroffen. Die „Valdivia“ fand es gleichfalls im Atlantischen Ocean, und zwar an 2 Stationen im Guineastrom, wo es zu derselben Zeit des Jahres 1892 auch vom „National“ erbeutet wurde. Außerdem konstatierte man sein Vorkommen auch im Indischen Ocean, einmal im südlichen Teile der Bai von Bengalen und sodann im Sansibarkanal.

In dem Material, welches von Prof. CHUN im Winter 1887/88 bei den Canaren gesammelt und dessen Durchsicht mir freundlichst gestattet wurde, fand es sich gleichfalls vor. Ich will auch nicht unterlassen, mitzuteilen, daß *D. Krohni* auch im Mittelmeer, aus welchem es meines Wissens noch nicht bekannt geworden ist, nicht fehlt. Ich fand es in typischer Ausbildung mit dem horizontal gestellten Hoden in einem Fange, den Prof. CHUN 1886 bei Solaro in 600 m Tiefe ausgeführt hatte. Also würde, soweit bekannt, das Mittelmeer folgende 7 *Doliolum*-Arten aufweisen: *D. rarum, Mülleri, Krohni, Gegenbauri, Nationalis, denticulatum* und *Ehrenbergi* ULIANIN, falls nicht bei *D. Ehrenbergi* (ULIANIN, S. 132, 133) ein Irrtum oder nur ein Druckfehler vorliegt (vergl. BORGERT, 1894, S. 23). Immerhin käme das Mittelmeer in seinem Formenreichtume an *Doliolum* nahezu den Oceanen gleich.

Doliolum Gegenbauri ULIANIN.

D. Gegenbauri war bisher (entgegen der Meinung ULIANIN's, 1884, S. 134) nur aus dem Mittelmeer bekannt. Die Deutsche Tiefsee-Expedition hat es für den Atlantischen sowohl, als auch für den Indischen Ocean nachgewiesen. Es wurde in den Gewässern des ersteren im Guineastrom und in der großen Fischbucht erbeutet. Bei der Durchquerung des Indischen Oceans geriet es nördlich von Neu-Amsterdam und später im Binnenmeer von Westsumatra in die Netze. Aus dem indischen Nordäquatorialstrome gelangte es im südlichen Teile der Bai von Bengalen und unter der ostafrikanischen Küste zweimal an die Oberfläche.

Doliolum Tritonis HERDMAN.

D. Tritonis wurde zuerst vom „Triton“ durch MURRAY im nördlichen Atlantischen Ocean bei den Hebriden erbeutet, wo es später auch die „Holsatia“ wieder antraf. Die Plankton-Expedition wies diese Form an zahlreichen Stationen sowohl des nördlichen als auch mittleren Atlantik nach. Im Gegensatz dazu konnte *D. Tritonis* von der „Valdivia“ in letzterem nicht, sondern nur an einer Station (102) des Indischen Oceans, in der Nähe von Port Elisabeth, in typischen Exemplaren gefunden werden.

Doliolum Valdiviae NEUMANN.

D. Valdiviae wurde nur im Atlantischen Ocean auf Station 90 (nahe am Kap der guten Hoffnung), im südlichen Teile des Benguelastromes, in zahlreichen Exemplaren erbeutet.

Doliolum Chuni Neumann.

D. Chuni traf die Deutsche Tiefsee-Expedition sowohl im Atlantischen, als auch im Indischen Ocean allerdings nur sehr vereinzelt an, in zusammen 3 Fängen mit nur 6 Exemplaren, von denen 3 jüngere Geschlechtstiere, die übrigen 3 ältere Pflegtiere waren. Die beiden Fundorte im Atlantischen Ocean betreffen den Südäquatorialstrom im äußeren Teile des Golfes von Guinea und den Benguelastrom nahe der westafrikanischen Küste. Im Indischen Ocean wurde diese neue Form in 4 Exemplaren, nahe der ostafrikanischen Küste, bei Dar es Salam, gefischt.

Doliolum Nationalis Borgert.

Von der Plankton-Expedition wurde *D. Nationalis* zuerst an fast allen vom „National" berührten Teilen des Atlantischen Oceans in größerer oder geringerer Anzahl gefischt. Die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutete diese Species sowohl an zahlreichen Stationen des Atlantischen als auch des Indischen Oceans, von denen 12 auf den ersteren, die übrigen 15 auf den letzteren entfallen. *D. Nationalis* wurde zuerst in der canarischen Strömung südlich von Teneriffa erbeutet. Gleich darauf fand man es auch im Guineastrome bei den Cap Verden und im Südäquatorialstrome. Von hier war es bereits durch die Plankton-Expedition bekannt geworden. In dem bedeutend kälteren Benguelastrome dagegen fehlte es plötzlich vollständig. Auf der Weiterfahrt in den Indischen Ocean wurde es zunächst im Warmwasser des Agulhasstromes und noch zweimal auf dem südlichen Teile der Agulhasbank erbeutet, um dann im antarktischen Wasser wieder zu verschwinden. Erst in dem warmen Binnenmeere von Westsumatra wurde es wieder zahlreich angetroffen, um von hier mit geringen Unterbrechungen immer während der Weiterfahrt im indischen Gegenstrome, im indischen Nordäquatorialstrome, im Sansibarkanale und schließlich auch im Roten Meere aufzutreten.

Doliolum denticulatum Q. u. G.

D. denticulatum dürfte, soweit jetzt bekannt, die häufigste aller *Doliolum*-Arten sein. Auch in den Fängen der Deutschen Tiefsee-Expedition ist es am zahlreichsten vertreten. Sowohl im Mittelmeere, als auch im Atlantischen und Pacifischen Ocean wurde es aufgefunden. Die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutete es nicht nur an zahlreichen Arten des Atlantik, sondern stellte auch die große Verbreitung dieser Form im Indischen Ocean fest.

Zuerst sicher bekannt geworden ist *D. denticulatum* aus dem Pazifischen Ocean durch Huxley, der es bei Sydney und Neuseeland erbeutete; wahrscheinlich aber hatten es Quoy und Gaimard 1827 (siehe oben S. 206) ebenfalls im Pazifischen Ocean schon mit dieser Form zu thun. Von „Challenger" ist *D. denticulatum* hierauf mehrfach wieder für den Pacifik, schließlich auch für den Atlantischen Ocean nachgewiesen worden. Die große Verbreitung in diesem Meere zeigte jedoch erst die Plankton-Expedition, indem sie *D. denticulatum* mit Ausnahme der nördlichen, in allen Strömungsgebieten des Atlantik nachwies.

Bei der Fahrt der „Valdivia" an der Westküste von Afrika entlang fehlte *D. denticulatum* etwa von Madeira an in keinem Meeresteile. Es fand sich zuerst in der canarischen Strömung, ferner im Guineastrome, es fehlte auch in dem kühleren Benguelastrome nicht, sondern wurde im Gegenteil gerade hier in seiner großen Form (vergl. S. 223) und dazu in ungeheuren

Mengen erbeutet, mit Ammen und vielen Larven zusammen. Nachdem man es darauf wieder am südlichen Teile der Agulhasbank bei derselben niedrigen Wassertemperatur (15,9° Oberflächentemperatur) beobachtet hatte, wurde es noch einmal vor dem Eintritt in das antarktische Gebiet auf Station 117 (37° 31′ S. Br., 17° 1′ O. L.) und zuletzt auf Station 122 (46° 2′ S. Br.) gefischt.

Aehnlich kontinuierlich war das Auftreten von *D. denticulatum* während der Fahrt durch den Indischen Ocean. Nachdem es auf Station 173 (29° 6′ S. Br., 89° 39′ O. L., bei 21,4° Oberflächentemperatur) zum ersten Male wieder erbeutet war, beobachtete man es bei der Weiterfahrt sowohl im östlichen, als auch im centralen und westlichen Teile des indischen Gegenstromes. Sein Auftreten häufte sich besonders an dem Wege über die Seychellen und Amiranten. Im Sansibarkanal fehlte es. Dagegen zeigte es sich unter der ostafrikanischen Küste im indischen Nordäquatorialstrome wieder, um endlich als letzte *Doliolum*-Form auf der letzten Station (274) im Roten Meere nochmals in die Netze zu gehen.

Uebersicht.

Vergl. hierzu die Karte, Tafel XXV, und die Tabelle S. 236 und 237.

Im Anschluß an den Bericht über die horizontale Verbreitung der einzelnen Species sei nunmehr versucht, im allgemeinen das Auftreten von *Doliolum* in den von der „Valdivia“ durchforschten Meeresteilen zu charakterisieren. Während des ersten Teiles der Fahrt durch die Nordsee und den nördlichen Teil des Atlantik wurden Doliolen nicht erbeutet. Erst auf Station 14, etwa auf der Höhe des Kap Finisterre, gerieten aus dem Golfstromwasser 3 winzige *D. Mülleri* und einige alte Ammen bei einer Oberflächentemperatur von 20,1° in das Planktonnetz. Dieser Fund blieb bei der Weiterfahrt gegenüber der spanischen und nordafrikanischen Küste durch mehrere Tage hindurch der einzige, bis in der canarischen Strömung, östlich von Madeira und dann wieder südlich von Teneriffa, die ersten *D. denticulatum* und *Nationalis* gefischt wurden. Jedoch erst von den Cap Verden an gehörte *Doliolum* zu den Planktonorganismen, welche regelmäßiger und in größerer Anzahl der Individuen und Formen in den Fängen zu konstatieren waren. Es sind im ganzen 4 Arten, nämlich *D. Mülleri*, *Krohni*, *Nationalis* und *denticulatum*, welche hier im Guineastrom versammelt waren. Nicht unerwähnt sei gelassen, daß der „National“, welcher gleichfalls in den ersten Septembertagen des Jahres 1892 nur um einige Seemeilen westlicher dieses Gebiet durchforschte, hier „die höchste Entfaltung“ der *Doliolum* Arten nachweisen konnte, indem er neben *D. Tritonis* ebenfalls die genannten Formen, außer *D. Mülleri*, oft bei einander an einer Station antraf. Mit dem Eintritt in den Golf von Guinea steigerte sich der Formenreichtum insofern bedeutend, als außer den oben aufgeführten 4 Formen (*D. Mülleri*, *Krohni*, *Nationalis* und *denticulatum*) noch 3 weitere, nämlich *D. Chuni*, *Gegenbauri* und *rarum*, auftraten. Bei der Annäherung an den relativ kühlen Benguelastrom machte sich, etwa von der Kongomündung an, mit der Abnahme der Temperatur allmählich auch eine solche der Formen bemerkbar, die von der großen Fischbucht an in ein völliges Fehlen jeglicher Doliolen auslief. Am weitesten dringt hier *D. Gegenbauri* (Station 78) in das kühlere Wasser von 16,0° Oberflächentemperatur vor. Erst im südlichen Teile des bis dahin *Doliolum*-freien Benguelastromes trat bei wenig gesteigerter Temperatur wieder *Doliolum*, und zwar *D. denticulatum*, auf, welches

nun aber mit der Annäherung an das Kap der guten Hoffnung eine geradezu erstaunliche Individuenzahl erkennen ließ. Auf Station 86, besonders aber auf den Stationen 90 und 91, wurden ungeheure Schwärme von *D. denticulatum* angetroffen, deren jeder aus vielen Tausenden von Tieren bestand. Aus den Fängen der Station 91 wurden dazu weit über 100 jüngere Larven isoliert. Auf Station 90 fing man außerdem *D. Valdiviae* (nov. sp.). Die östliche Weiterfahrt an der Südspitze Afrikas (in dem wiederum kühleren Flachwasser des südlichen Teiles der Agulhasbank) brachte keine Doliolen, bis ganz unvermittelt am östlichsten Punkte der Route (auf Station 102) im warmen, „aus dem Indischen Ocean sehr heftig nach WSW. strömenden Wasser" (1899, S. 13) zum ersten Male *D. Tritonis* neben *D. Mülleri*, *Nationalis* und *denticulatum* auftraten. Die 3 letzteren gelangten auch bei der Rückfahrt um die Südspitze wieder auf einigen Stationen zur Beobachtung, von denen sich Station 114, die von diesen am weitesten nach Süden zu gelegene, durch besonders großen Reichtum an *D. Mülleri* auszeichnete, das mit seinen Larven hier beobachtet wurde. Mit dem Vorstoß nach Süden war bald die Grenze des Auftretens von *Doliolum* erreicht. Station 117 zeigte 2 *D. denticulatum* und 2 Ammen, und endlich Station 122 (46° 2′ S. Br., 11° 34′ O. L.) brachte als letzte ein kleines *D. denticulatum* aus dem antarktischen Wasser der Westwindtrift von nur 6,7° Oberflächentemperatur. Die Antarktis erwies sich frei von *Doliolum*. Auf Station 142 (bei 55° 27′ S. Br.) wurden 4 schlecht erhaltene, offenbar pathologische Individuen erbeutet, die höchstwahrscheinlich *D. Tritonis* angehörten. Sie dürften zweifellos als verschlagene Individuen anzusehen sein, da vorher über rund 9 Breitengrade kein *Doliolum* mehr beobachtet war.

Erst nachdem die gleiche Breite, an welcher im Atlantischen Ocean die letzten Doliolen gefunden waren, um ein beträchtliches im Indischen Ocean überschritten war, tauchten bei einer im Vergleich zu jener wesentlich höheren Wassertemperatur bei Neu-Amsterdam die ersten Vertreter der Gattung wieder auf. Es waren Exemplare von *D. Nationalis* und *Gegenbauri*, welche hier am 37. Breitengrade gleichsam auf Vorposten standen. Denn nachdem weiter nördlich nur einmal spärliche *D. denticulatum* und einige Ammen sich hatten sehen lassen, und dann erst wieder bei den Kokosinseln *D. rarum* und *indicum* beobachtet worden waren, stieß man schließlich im Binnenmeer von Westsumatra auf das Gros. Hier wurden *D. Gegenbauri*, *Nationalis*, *denticulatum* und *Mülleri* beisammen angetroffen. Der Formenreichtum steigerte sich im südlichen Teile der Bay von Bengalen noch, indem außer den oben genannten Formen auch *D. Krohni* und wiederum *D. indicum* nachzuweisen waren. Die Fahrt durch den indischen Gegenstrom auf der Strecke Chagos—Archipel—Dar-es-Salam war ausgezeichnet durch wiederholtes Auftreten von den beiden verwandten Arten *D. rarum* und *indicum*, neben *D. denticulatum*; andere Formen fehlten in diesem Gebiete vollständig. Im Sansibar-Kanal gesellte sich zu diesen Arten noch *D. Chuni*, *Krohni* und *Nationalis*, so daß wir hier auf engem Raume 5 Formen beisammen sehen, nämlich *D. rarum*, *indicum*, *Krohni*, *Chuni* und *Nationalis*. Damit war der letzte Ort passiert, an welchem eine größere Anzahl Arten sich konzentriert fand. Hatte *D. denticulatum* hier völlig gefehlt, so stellte es sich nunmehr mit *D. Gegenbauri* und *Nationalis* unter der ostafrikanischen Küste ein. Die Somaliküste entbehrte außer *D. denticulatum* der übrigen Formen. Im Golfe von Aden konnte man noch einmal *D. Nationalis* und *indicum* nachweisen. Das Rote Meer lieferte auf Station 272 außer *D. Nationalis* noch eine während der ganzen Fahrt nicht beobachtete Species, nämlich *D. intermedium* und auf der letzten Station noch einmal *D. denticu-*

latum, jene Form, welche die Fänge der Expedition durch ihre ungeheure Individuenzahl ausgezeichnet hatte.

Eins fällt bei der Betrachtung der eben geschilderten geographischen Verbreitung der Doliolen sofort ins Auge: der gewaltige Einfluß, den die **Temperatur** auf dieselbe ausübt, eine Thatsache, welche die Plankton-Expedition schon festgestellt hatte.

Es zeigt sich wieder, daß wir in *Doliolum* eine Planktonform vor uns haben, welche nur in wärmeren Meeresteilen heimisch ist. Der Nordsee und den anschließenden nordöstlichen Teilen des Atlantik fehlt *Doliolum*. Der kühle Benguelastrom führt wiederum in seinem centralen Teile keine Doliolen. Die Antarktis entbehrt ihrer gleichfalls. Wie exakt *Doliolum* auf Temperaturschwankungen reagiert, dafür nur ein Beispiel von der Südspitze Afrikas. Nachdem man auf Station 91 bei 17,1° Oberflächentemperatur noch ungeheure Mengen von *D. denticulatum* (in seiner großen Form) angetroffen hatte, ließ sich auf Station 92 bei 14,3° nicht ein *Doliolum* mehr nachweisen. Sie fehlten gleichfalls auf den folgenden Stationen 93—101 völlig, trotzdem die Temperatur allmählich wieder bis auf 16,9° (Station 101) gestiegen war. Auf Station 102 aber, mit 21,0°, traten ebenso unvermittelt wie die Temperatursteigerung auch 4 Arten wieder auf: *D. Mülleri, Krohni, Nationalis* und *denticulatum*.

Andererseits sind die Orte größten Artenreichtums auch solche maximaler Temperatur, so z. B. der Golf von Guinea mit etwa 25° und 8 Arten, das Binnenmeer von Sumatra mit 5 Arten bei 29,3° (im Maximum) und das Gebiet „außerhalb Dar es Salam" mit 29,7° und 6 Arten. Daß bei diesen Ansammlungen auch wohl Küstennähe und Strömungsrichtung mitsprechen dürften, soll nur erwähnt sein.

„Ein durchgreifender Unterschied" im Auftreten der Arten zwischen einer nördlichen und südlichen Zone, wie er durch die Plankton-Expedition so charakteristisch für das von ihr durchforschte Gebiet nachgewiesen wurde, läßt sich nicht erkennen, und zwar wohl deshalb nicht, weil die „Valdivia", den Vorstoß in die *Doliolum*-freie Antarktis ausgenommen, nur Meeresteile einer mittleren warmen Zone durchquerte, in welcher das Auftreten der Arten im allgemeinen ein gleichförmiges ist. Auch in Bezug auf die Artverteilung zwischen dem Atlantischen und Indischen Ocean bestehen wesentliche Unterschiede nicht. Nur je eine Art wurde in einem der beiden Meere gefunden, die im anderen nicht nachgewiesen werden konnte, woraus aber natürlich noch nicht folgt, daß sie in dem betreffenden Gebiete überhaupt nicht vorhanden ist. Es handelt sich um die beiden neuen Formen *D. Valdiviae*, das nur im Atlantischen, und *D. indicum*, welches nur im Indischen Ocean angetroffen wurde.

Auch die Befunde des „Challenger" und des „National" bestätigen eine im allgemeinen gleichmäßige Verbreitung von *Doliolum* über die beiden Oceane. Bis auf die 2 vom „Challenger" zuerst erbeuteten Arten *D. Challengeri* und *D. Ehrenbergi* ULIANIN, und jene beiden von der Deutschen Tiefsee-Expedition neu aufgefundenen, eben genannten Formen, ist der Artbestand beider Oceane völlig gleich. Was aber die Existenz von *D. Challengeri* und *Ehrenbergi* ULIANIN als selbständige Arten anlangt, so kann auch ich gleich BORGERT „gewisse Bedenken nicht unterdrücken".

Daß wir es, wie die die Plankton-Expedition bereits zeigte, mit einem artenärmeren Norden und einem artenreicheren Süden oder, wie wir erweiternd vielleicht sagen können, mit einer ausgezeichneten mittleren Verbreitungszone zu thun haben, nördlich und südlich deren

Doliolum-ärmere bezw. -freie Gebiete liegen, bestätigt auch die Deutsche Tiefsee-Expedition. Es sind das Verhältnisse, die eben durch den Einfluß der Temperatur hinlänglich erklärt werden. So erbeutete man auf der langen Fahrt bis zu den Canaren nur einmal *Doliolum (Mülleri)*, und beim Vorstoß nach Süden nahmen von der Südspitze Afrikas die Arten rasch ab. Wenn *Doliolum* im Atlantischen Ocean bisher weiter nach Norden als nach dem Süden vorgedrungen angetroffen wurde, so geben wiederum die Temperaturverhältnisse hierfür eine Erklärung ab. Die Plankton-Expedition fand noch auf 60° 30′ N. Br. bei 10,6° *D. Krohni* und *intermedium* (Borgert 1894, S. 34, Tabelle). Die Deutsche Tiefsee-Expedition verlegte den bisher bekannten südlichsten Ort des Auftretens von *Doliolum* im Atlantischen Ocean (im westlichen Teil, nahe der Ostküste Südamerikas bei 42° 32′ S. Br., „Challenger") auf 46° 2′, wo bei einer Oberflächentemperatur von nur 6,7° intakte *D. denticulatum* und Ammen gefunden wurden. Der südlichste Ort im Indischen Ocean, an welchem *Doliolum (Nationalis)* erbeutet wurde, bleibt (mit 37° 47′ S. Br.) um ein beträchtliches hinter dem des Atlantischen zurück.

Wenn wir noch auf die Arten achten, welche am weitesten in kühleres Wasser vorzudringen vermögen, so scheinen es außer *D. Krohni* und *Tritonis*, für welche die Plankton-Expedition dies Verhalten feststellte, auch *D. Mülleri* und *Gegenbauri* zu sein, 2 Formen, welche jenen beiden auch korrespondierend nahe verwandt sind. So sehen wir einerseits *D. Gegenbauri* am weitesten in den kühlen Benguelastrom vordringen (Station 78, bei 16,1°) und andererseits ergiebt es sich, daß *D. Mülleri* noch im Golfstrome (Station 14) und ebenso im Flachwasser der Agulhasbank bei 15,6° lebt. Außerdem scheinen die großen Formen von *D. denticulatum* das kühlere Wasser nicht zu scheuen.

Die nachfolgende Tabelle enthält ein Verzeichnis derjenigen Stationen, auf welchen Doliolen gefischt wurden. Wie die Zusammenfassung ergiebt, sind es 83 von 274, oder 34 Proz. aller Stationen. Berechnet man indessen das Verhältnis der Stationen, auf welchen Züge mit Schwebnetzen (Vertikal-Schließ-Planktonnetz) unternommen wurden zu den 83 Stationen, auf denen Doliolen gefischt wurden, so ergiebt sich doch, daß in 61 Proz. dieser „Planktonfänge", wie ich sie wohl nennen darf, Doliolen nachgewiesen werden konnten. Sie wurden eben mit Ausnahme des nördlichen (Golfstrom) und antarktischen Gebietes ziemlich kontinuierlich auf der ganzen Fahrt im Plankton angetroffen.

Bei weitem am häufigsten wurden Ammen gefischt; sie fehlten nur an 13 von den 83 Stationen, waren also auf 84 Proz. der Stationen, auf denen Doliolen überhaupt erbeutet wurden, vorhanden. Unter den verschiedenen Arten weisen nun zunächst *D. denticulatum* und dann *D. Nationalis* die größte und wohl auch eine ziemlich gleichmäßige Verbreitung auf. *D. denticulatum* wurde an 32, *D. Nationalis* an 27 Stationen gefischt, das sind 40 bezw. 32 Proz. der „*Doliolum*-Stationen". Die Häufigkeit des Auftretens der übrigen Arten bleibt weit hinter dem der genannten Formen zurück. Es wurden *D. Mülleri* an 11 Stationen (13 Proz.), *D. rarum, indicum* und *Gegenbauri* je 7mal, *D. Krohni* 4mal, *D. Chuni* 3mal, *D. Tritonis* 2mal und *D. intermedium* und *Valdiviae* nur je 1mal erbeutet. Im Vergleich mit diesen Befunden muß in dem Bericht der Plankton-Expedition (1894, S. 29, 30) über die Verbreitung der einzelnen Arten das überaus häufige Auftreten von *D. Krohni* und *D. Tritonis* in den vom „National" durchforschten Gebieten des Atlantischen Oceans auffallen. *D. Krohni* wurde allein auf 64 (4), *D. Tritonis* auf 28 (2) Stationen nachgewiesen.

Stromgebiet	Station	Position		Oberflächentemperatur ° C.	*Doliolum rarum*	*Dol. indicum*	*Dol. intermedium*	*Dol. Müllerí*	*Dol. Krohni*	*Dol. Gegenbauri*	*Dol. Valdiviae*	*Dol. Tritonis*	*Dol. Chuni*	*Dol. Nationalis*	*Dol. denticulatum*	Unbestimmte Ammen
		Breite	Länge													
Golfstrom	14	43° 32′ N.	14° 27′ W.	20,1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
Canarische Strömung	26	31° 59′ N.	15° 5′ W.	22,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	32	24° 43′ N.	17° 1′ W.	21,6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	34	22° 57′ N.	18° 33′ W.	22,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.
Guineastrom	36	20° 54′ N.	19° 52′ W.	24,4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	39	14° 39′ N.	21° 51′ W.	27,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	41	8° 58′ N.	16° 27′ W.	25,4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	43	6° 29′ N.	14° 35′ W.	26,0	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+
	44	5° 5′ N.	13° 27′ W.	25,3	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.
Südäquatorialstrom	46	1° 27′ N.	10° 16′ W.	23,6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	48	0° 9′ S.	8° 29′ W.	23,6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	49	0° 20′ N.	6° 45′ W.	23,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	50	0° 26′ N.	6° 32′ W.	23,2	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.
Guineastrom	54	1° 51′ N.	0° 31′ O.	25,0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
	55	2° 36′ N.	3° 27′ O.	24,7	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	.	+
	58	3° 31′ N.	7° 25′ O.	25,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
Indifferentes Wasser (Niger-Kongowasser, Benguelastrom)	64	0° 25′ N.	7° 0′ O.	24,6	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	65	1° 56′ S.	7° 40′ O.	24,6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	66	3° 55′ S.	7° 48′ O.	24,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	67	5° 6′ S.	9° 58′ O.	24,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Kongomündung	68	5° 47′ S.	11° 30′ O.	23,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	72	7° 46′ S.	11° 8′ O.	23,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Benguelastrom	74	11° 28′ S.	10° 24′ O.	20,9	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+
Große Fischbucht	78	16° 38′ S.	11° 44′ O.	16,1	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
Benguelastrom	85	26° 49′ S.	5° 54′ O.	16,6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	86	28° 28′ S.	6° 13′ O.	16,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	88	31° 0′ S.	8° 0′ O.	16,2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	90	33° 20′ S.	15° 58′ O.	16,5	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+
	91	33° 23′ S.	16° 19′ O.	17,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Flachwasser der Agulhasbank	93	33° 43′ S.	18° 4′ O.	15,6	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.
Warmes Wasser a. d. Indischen Ocean	102	34° 31′ S.	26° 0′ O.	21,0	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	+	+
Mischwasser aus indischem und südpolarem (?) Ursprung	106	35° 26′ S.	20° 56′ O.	16,9	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+
	108	35° 19′ S.	20° 15′ O.	16,6	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+
	112	35° 32′ S.	18° 20′ O.	15,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Westwindtrift	114	34° 20′ S.	18° 36′ O.	17,1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
	117	37° 31′ S.	17° 1′ O.	16,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	122	46° 2′ S.	11° 34′ O.	6,7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Antarktische Triftströmung	142	55° 27′ S.	28° 58′ O.	−0,6	.	.	.	.	.	.	.	+?	.	.	.	.
Westwindtrift	166	37° 45′ S.	77° 34′ O.	15,0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	

Stromgebiet	Station	Position		Oberflächentemperatur ° C.	*Doliolum rarum*	*Dol. indicum*	*Dol. intermedium*	*Dol. Mülleri*	*Dol. Krohni*	*Dol. Gegenbauri*	*Dol. Valdiviae*	*Dol. Tritonis*	*Dol. Chuni*	*Dol. Nationalis*	*Dol. denticulatum*	Unbestimmte Ammen
		Breite	Länge													
Stromlose Zone d. südindischen Luftdruckmaximums u. Stillengürtels	169	34° 13′ S.	80° 30′ O.	17,1	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
	172	30° 6′ S.	87° 50′ O.	20,4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	173	29° 6′ S.	89° 39′ O.	21,4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Indischer Südäquatorialstrom	174	27° 58′ S.	91° 40′ O.	22,6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	181	12° 6′ S.	96° 44′ O.	27,6	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	182	10° 8′ S.	97° 14′ O.	27,6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Indischer Gegenstrom	183	8° 14′ S.	98° 21′ O.	27,8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	186	3° 22′ S.	101° 11′ O.	28,0	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+
	190	0° 58′ S.	99° 43′ O.	29,3	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	+	+
	191	0° 39′ S.	98° 52′ O.	28,8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	200	0° 46′ N.	96° 23′ O.	27,6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
Indischer Nordäquatorialstrom	207	5° 23′ N.	94° 48′ O.	28,2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	208	6° 54′ N.	93° 28′ O.	27,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	212	7° 49′ N.	93° 18′ O.	27,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	213	7° 57′ N.	91° 47′ O.	26,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	214	7° 43′ N.	88° 44′ O.	27,2	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+
	215	7° 1′ N.	85° 56′ O.	26,4	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	+
	217	4° 56′ N.	78° 15′ O.	27,0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Indischer Gegenstrom	220	1° 57′ S.	73° 19′ O.	27,6	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	221	4° 5′ S.	73° 24′ O.	27,0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	223	6° 19′ S.	73° 18′ O.	27,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	226	4° 5′ S.	70° 1′ O.	27,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	228	2° 38′ S.	65° 59′ O.	27,7	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	229	2° 38′ S.	63° 37′ O.	27,8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	231	3° 24′ S.	58° 38′ O.	27,1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	232	3° 26′ S.	58° 34′ O.	27,1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Ausläufer der Südäquatorialströmung	234	Insel Praslin		28,5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	236	4° 38′ S.	51° 16′ O.	27,7	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	237	4° 45′ S.	48° 58′ O.	27,7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	238	5° 12′ S.	46° 32′ O.	27,7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	239	5° 42′ S.	43° 36′ O.	27,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
	240	6° 12′ S.	41° 17′ O.	28,1	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
	245	5° 27′ S.	39° 18′ O.	28,1	+	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+
Indischer Nordäquatorialstrom	250	1° 47′ S.	41° 58′ O.	26,9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	252	0° 24′ S.	42° 49′ O.	26,1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	256	1° 49′ N.	45° 29′ O.	26,8	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+
	258	2° 58′ N.	46° 50′ O.	26,8	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
	259	2° 58′ N.	47° 6′ O.	27,5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
	268	9° 6′ N.	53° 41′ O.	27,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Golf von Aden	269	12° 51′ N.	50° 10′ O.	26,0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	270	13° 1′ N.	47° 10′ O.	25,8	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	271	13° 2′ N.	46° 41′ O.	27,3	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
Rotes Meer	272	15° 22′ N.	41° 34′ O.	26,1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+
	274	26° 37′ N.	34° 36′ O.	23,3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Insgesamt	83				7	7	1	11	4	7	1	2?	3	27	32	70
Im Atlant. Ocean	36				1	—	—	7	2	2	1	—	2	14	13	31
Im Indisch. Ocean	47				6	7	1	4	2	5	—	2?	1	13	19	39

Die nachfolgende Tabelle giebt eine Uebersicht über die in den einzelnen Meeresbecken bisher aufgefundenen Doliolen, dabei bedeutet ein | eine aus dem betreffenden Meeresteile bereits vor der „Valdivia"-Expedition bekannt gewesene Art; ferner ein + eine bekannte Art, die in dem betreffenden Meeresteile durch die Deutsche Tiefsee-Expedition (*D. Krohni* im Mittelmeer durch Prof. CHUN) zum ersten Male nachgewiesen wurde. Ein O bedeutet von der „Valdivia" erbeutete neue Form. Ein × bedeutet aus dem betreffenden Meeresteil bekannte Formen, welche die Deutsche Tiefsee-Expedition nicht wieder aufgefunden hat.

	Atlantischer Ocean	Mittel-meer	Indischer Ocean	Pacifischer Ocean
Dol. rarum	|	|	+	
Dol. indicum			O	
Dol. intermedium	|		+	
Dol. Mülleri	+	|	+	
Dol. Krohni	|	+	+	|
Dol. Gegenbauri	+	|	+	
Dol. Valdiviae	O			
Dol. Tritonis	|		+	
Dol. Chuni	O		O	
Dol. Nationalis	|	|	+	
Dol. denticulatum	|	|	+	|
Dol. Challengeri	×			|
Dol. affine		|		|
Dol. Ehrenbergi	×	|		|?
14	12	7	10	5

Die Zusammenstellung ergiebt, daß dem Atlantischen Ocean als *Doliolum*-reichsten Meeresbecken mit 12 Formen der Indische (aus welchem bisher keine Art namhaft gemacht worden war) nach den Ergebnissen der „Valdivia" nur um 2 Formen nachsteht. Dabei ist noch zu bedenken, daß bezüglich der Artberechtigung von *D. Challengeri* und *Ehrenbergi* Zweifel herrschen. Dem Mittelmeer mit 7 Formen folgt der Pacifische Ocean, aus welchem bisher nur 5 Arten (darunter die zweifelhaften *D. Challengeri* und *Ehrenbergi*) nachgewiesen wurden.

III. Vertikale Verbreitung.

Exakte Nachweise über die Tiefenverbreitung des marinen Planktons zu führen, ist das Hauptbestreben der jüngsten Meeresforschung. Welchen Wert die Deutsche Tiefsee-Expedition der Klärung dieser Frage beilegte, sollen die Worte ihres Leiters selbst bezeugen (CHUN, 1904, S. 114): „Wir haben denn auch während der Fahrt der „Valdivia" besonderen Wert darauf gelegt, durch zahlreiche Schließnetzfänge jene Erkenntnis zu vertiefen, welche durch die Challenger-Expedition angebahnt wurde, der ALEX. AGASSIZ seine Aufmerksamkeit zuwendet und die späterhin durch die Untersuchungen von PALUMBO, CHUN, FOWLER, vor allem aber durch die Untersuchungen der Plankton-Expedition gefördert wurde".

Ein Blick auf die Angaben, welche die einschlägige Litteratur über die Ergebnisse der Schließnetzzüge für die Tiefenverbreitung von *Doliolum* enthält, ergiebt kurz folgendes: Ein vom „Vettor Pisani" 1884 in 1800 Tiefe unternommener Schließnetzfang enthielt zwar *Doliolum*, allein

Chierchia selbst bezweifelte in diesem Falle, daß die Tiere aus der beträchtlichen Tiefe stammen. Während Agassiz durch die Fahrten des „Blake“ die Ueberzeugung gewonnen zu haben glaubte, daß unter 150 Faden keine Organismen mehr vorkommen, und später auf dem „Albatross“ (1892, S. 45) speciell auch *Doliolum* unter 200 Faden nicht mehr angetroffen hatte, wies im Jahre 1886 Chun (1887, S. 42) zuerst im Mittelmeere das Auftreten von *Doliolum* in einer Tiefe von 600 m mittels Schließnetzes nach und erbrachte dann im Herbst 1887 den Beweis auch für den offenen Atlantischen Ocean (Chun, 1889, S. 523), indem er bei den Canaren in 500 m Tiefe *Doliolum* abermals mit Schließnetz erbeutete. Die Plankton-Expedition lehrt nun durch ihre vielen sorgfältig ausgeführten Schließnetzzüge unzweideutig das Vorhandensein von Doliolen in größeren Tiefen. Selbst ein Schließnetzfang aus 1090 m Tiefe brachte noch eine *Doliolum*-Amme herauf.

Was die Schließnetzfänge der Deutschen Tiefsee-Expedition anlangt, so seien zunächst über ihre Zuverlässigkeit noch einmal diesbezügliche Worte des Leiters der Expedition angeführt. Er schreibt (Chun, 1904, S. 114): „Ich glaube versichern zu können, daß bis jetzt noch niemals ähnlich skrupulös verfahren wurde, und die scharfe Kritik, welche wir an den einzelnen Zügen ausübten, zugleich auch eine Garantie für das tadellose Funktionieren des Netzes abgab.“

Von den bis jetzt teilweise oder ganz sortierten 30 Schließnetzfängen der Expedition gingen mir 8 zu, welche *Doliolum* enthielten. Die nachfolgende Tabelle giebt eine Uebersicht über die auf den 8 Stationen in den verschiedenen Tiefen erbeuteten Tiere[1]).

Station	Tiefe in m	Individuenzahl
191	80—30	7 Ammen
236	100—65	1 Amme
191	120—85	2 Ammen
236	120—100	1 Amme
229	200—20	7 Ammen und 1 Geschlechtstier von *Dol. denticulatum*
48	250—130	1 Amme
229	400—200	3 Ammen
142	600—500	5 Geschlechts- bezw. Pflegtiere von *Dol. Tritonis* (?)
66	700—600	4 Ammen
229	1000—800	1 Amme
229	1600—1400	1 Amme
172	1850—1600	1 Amme
173	3300—2700	6 Ammen

Wie diese Zusammenstellung ergiebt, wurden Doliolen von der Deutschen Tiefsee-Expedition noch in der außerordentlichen Tiefe von 2700—3300 m gefischt; in 3 Fällen brachte das Schließnetz noch Doliolen aus Tiefen herauf, die beträchtlich unter der Grenze (1090 m) liegen, welche die Plankton-Expedition für das Auftreten von *Doliolum* festgestellt hatte. Ferner muß sofort auffallen, daß nur mit Ausnahme von 2 Fällen (Station 229 und 142)[2]) stets Ammen in den Schließnetzen sich gefangen hatten. Der Plankton-Ex-

1) Von der Angabe der Temperatur in der Tabelle wurde abgesehen, weil nur in 2 Fällen (auf Station 66 und 48) Temperaturserien genommen waren, diese aber mehr oberflächlichen Fänge nur geringeres Interesse beanspruchen.

2) Ich muß auch hier (wie S. 233) hervorheben, daß es sich bei den 5 auf Station 142 erbeuteten Individuen offenbar um pathologische, in diese südlichen Breiten verschlagene Tiere, wahrscheinlich von *D. Tritonis*, handelt.

pedition dagegen gelang es, eine große Anzahl Geschlechts- bezw. Pflegtiere verschiedener Arten auch in größeren Tiefen (bis 930 m 1 *D. Krohni*) [BORGERT, 1894, S. 47] mittels Schließnetzes zu erbeuten. Derjenige tiefste Schließnetzzug der Plankton-Expedition, in welchem noch *Doliolum* konstatiert wurde (1090 m bei 4,7°), enthält allerdings auch nur 1 Amme, so daß wir also wohl zu der Annahme berechtigt sind, daß die Ammen ganz besonders befähigt sind, größere Tiefen mit niedrigen Temperaturen aufsuchen zu können. Leider war von Station 173 keine Temperaturserie genommen worden, so daß wir die Temperatur nicht angeben können, bei welcher diese Ammen etwa lebten. Da aber die Wassertemperatur (auf Station 173) über dem Boden bei 3765 m 1,1° betrug, so dürfte jene Temperatur kaum diejenige (von 4,7°) überschritten haben, bei der sich die Amme aufhielt, welche die Plankton-Expedition in 1090 m erbeutete.

Wenn wir nach dem Grunde jener Erscheinung fragen, so möchte darauf schwer eine Antwort zu geben sein. Sollten es vielleicht doch für das Brutgeschäft günstigere Bedingungen der Tiefe sein, deretwegen die Ammen diese Regionen aufsuchen? Oder ist es nur die größere Anpassungsfähigkeit an das kältere Wasser, welche es einzelnen Tieren ermöglicht, in beträchtlichere Tiefen hinabzusteigen?

Litteraturverzeichnis.

Agassiz, A., Three cruises of the . . . „Blake" in the gulf of Mexico. Vol. I, II. Bull. of the Mus. of Compar. Zool. at Harvard College, Cambridge, Vol. XIV, XV, 1888.

— Reports on the dredging operations off the westcoast of Central America . . . carried on by the „Albatross". General sketch. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard Coll., Cambridge, Vol. XXIII, No. 1, 1892.

Bancroft, W., Ovogenesis in *Distaplia occidentalis*. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard Coll., Vol. XXXIV, No. 4, 1899.

Barrois, J., Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. Journ. Anat. et Physiol., T. XXI, 1885, p. 193—267.

Beneden, Ed. van, et Julin, Ch., Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (*Phallusia scabroides* n. sp.). Arch. Biol., T. V, 1885.

— — Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. Biol., T. VI, 1887.

Bonnevie, K., On gemmation in *Distaplia magnilarva* and *Pyrosoma elegans*. The Norwegian North-Atlantic-Expedition 1876—1878, 1896.

Borgert, A., Ueber *Dol. denticulatum* und eine neue dieser Art nahe verwandte Form aus dem Atlantischen Ocean. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVI, 1893, S. 402—408.

— Die Thaliacea der Plankton-Expedition. C. Verteilung der Doliolen. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. II, E. a. C., 1894.

Brooks, W. K., On the development of *Salpa*. Bull. Mus. Comp. Anat. Harv. Coll., Cambridge, Vol. III, 1871—1876. Vergl. Arch. f. Naturgesch., Bd. XLII, 1876.

— The genus *Salpa*. Memoirs from the Biol. Laborat. of the John Hopkins Univ., 1893.

Chierchia, G., Collezioni per studi di scienze naturali fatte nel viaggio intorno al mondo dalla R. Corvetta „Vettor Pisani", 1882—1885. Estratto dalla Rivista Marittima, settembre 1885.

Caullery, M., Sur le bourgeonnement des Diplosomidae et des Didemnidae. Compt. rend. des séances de l'Acad. Paris, 1894.

Chun, C., Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Biblioth. zool., Bd. I, 1887.

— Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Biblioth. zool., Bd. VII, Heft 19, 1896.

— Die vertikale Verbreitung des marinen Planktons. In: Compt. rend. des séances d. 6. Congr. int. zool. Berne, 1904.

Davidoff, M. v., Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der *Distaplia magnilarva*. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. IX, 1889 u. 1891.

Floderus, M., Ueber die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI, 1896.

Fol, H., Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mémoires de la Soc. de Physique et d'Hist. nat. de Genève, T. XXI, Part. 2, 1872.

— Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morphol. Jahrb., Bd. I, 1876, S. 222—242.

— L'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Recueil Zool. Suisse, T. I, Fasc. I, 1884.

Gegenbaur, C., Ueber die Entwickelung von *Doliolum*, der Scheibenquallen und von *Sagitta*. Briefl. Mitteil an A. Kölliker. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. V, 1854, S. 13—16.

— Ueber den Entwickelungscyklus von *Doliolum*, nebst Bemerkungen über die Larven dieser Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VII, 1856, S. 283—314.

Grobben, C., *Doliolum* und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden. Arbeiten a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. IV, Heft 2, 1882.

HATSCHEK, B., Studien über die Entwickelung des *Amphioxus*. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. I, 1878.
HEIDER, K., Ueber die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonalentwickelung der Salpen. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, No. 9, 1893.
— Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis*. Abh. d. Senckenb. naturf. Gesellsch., Bd. XVIII, 1895.
HEINE, P., Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung des Herzens der Salpen und der *Ciona intestinalis* Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. LXXIII, 1903.
HERDMAN, W. A., Report on the Tunicata collected during the cruise of H. M. S. „Triton" in the summer of 1882. Transact. Roy. Soc. Edinb., Vol. XXXII, 1883.
— Report upon the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. „Challenger", Part III, Zoolog., Vol. XXVII, 1888.
— A revised classification of the Tunicata. Journ. Linn. Soc. London, Zoolog., Vol. XXIII, No. 148, 1891, p. 558—652.
HJORT, J., Ueber den Entwickelungscyklus der zusammengesetzten Ascidien. Mitt. a. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. X, 1893.
— Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwickelungsmechanik der Ascidienknospung. Anat. Anz., Bd. X, 1895.
— und BONNEVIE, K., Ueber die Knospung vom *Distaplia magnilarva*. Anat. Anz., Bd. X, 1895.
— Germ-layer studies based upon the development of Ascidians. The Norwegian North-Atlantic-Expedition 1876—1878, 1896.
HUXLEY, TH., Remarks upon *Appendicularia* and *Doliolum*, two genera of the Tunicata. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1851.
JULIN, CH., Structure et développement des glandes sexuelles; ovogenèse, spermatogenèse et fecondation chez *Styelopsis grossularia*. Bull. scient. de la France et de la Belg., T. XXV, Paris 1893.
— Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904.
KEFERSTEIN und EHLERS, Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859/60 in Neapel und Messina, 1861, S. 53—71.
KOROTNEFF, A., Knospung der *Anchinia*. Zool. Anz., No. 148, 1883.
— Noch etwas über die *Anchinia*. Zool. Anz., No. 160, 1884.
— Die Knospung der *Anchinia*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XL, 1884, S. 50—61.
— La *Dolchinia mirabilis* (nouveau Tunicier). Mitt. a. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. X, 1891.
— Tunicatenstudien. 1. Knospung des Keimstockes bei den Salpen. Mitt. a. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. XI, 1894.
— Zur Embryologie von *Salpa cordiformis-zonaria* und *musculosa-punctata*. Mitt. der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. XII, 1897.
— Ueber den Polymorphismus von *Dolchinia*. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, No. 2, 1904.
KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte. Spezieller Teil, Heft 3, 1893.
— Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte. Allgemeiner Teil, 1902.
KOWALEVSKY, A., Beitrag zur Entwickelung der Tunicaten. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1868.
— Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII, 1871.
— Sur le bourgeonnement du *Perophora Listeri*. Revue des Scienc. nat. Montpellier, 1874.
— et BARROIS, J., Matériaux pour servir à l'histoire de l'Anchinie. Journ. Anat. Phys., T. XIX, 1883.
KROHN, A., Ueber die Gattung *Doliolum* und ihre Arten. Arch. f. Naturgesch., Bd. I, 1852, S. 53—65.
LAHILLE, F., Recherches sur les Tuniciers des côtes de France, Toulouse 1890.
LEUCKART, R., Zoolog. Untersuchungen. II. Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Tunicaten, 1854.
METSCHNIKOFF, E., Entwickelungsgeschichtliche Beiträge. VIII. Embryonalentwickelung der einfachen Ascidien. Bull. de l'Acad. St. Pétersbourg, T. XIII, 1868.
MORGAN, T. H., The origin of the test-cells of Ascidians. Journ. of Morphol., Vol. IV, No. 2, 1890. (Nach dem Citat von FLODERUS 1896.)
OKA, A., Ueber die Knospung der Botrylliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV, 1892.
PIZON, Histoire de la blastogenèse chez les Botryllidés. Ann. Sciences nat., 1892, 1893.
QUOY et GAIMARD, Voyage de découvertes de l'Astrolabe (1826—1829), Zoolog., T. III, 1835.
ROUL, L., Sur les organes sexuels de la *Ciona intestinalis*. Comptes Rendus de l'Acad. des Sc., 1882.
— La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadées. Compt. rend. de l'Acad. des Sc., 1883.

Sabatier, A., Sur le cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. Rec. zool. suisse, T. I, 1884.
Salensky, W., Ueber die embryonale Entwickelungsgeschichte der Salpen. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XXVII, 1876.
— Ueber die Knospung der Salpen. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.
— Neue Untersuchungen über die embryonale Entwickelung der Salpen. Mitt. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. IV, 1883.
— Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. IV, 1891; Bd. V, 1892.
— Morphologische Studien an Tunicaten. II. Ueber die Metamorphose der *Distaplia magnilarva*. Morph. Jahrb., Bd. X, Heft 4, 1893.
— Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Synascidien. 1) Ueber die Entwickelung von *Diplosoma Listeri*. Mitt. a. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. XI, Heft 3, 1894. 2) Ueber die Entwickelung von *Didemnum niveum*. 3) Allgemeiner Teil, Ebend. Bd. XI, Heft 4, 1895.
Seeliger, O., Zur Entwickelungsgeschichte der Ascidien. Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*. Sitzungsber. Akad. Wien., Bd. LXXXV, 1882.
— Die Entwickelungsgeschichte der socialen Ascidien. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVIII, 1885.
— Die Knospung der Salpen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIX, 1886.
— Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIII, 1889.
— Ueber die erste Bildung des Zwitterapparates in den jungen *Pyrosoma*-Stöcken. Festschrift zum 70. Geburtstage Rudolf Leuckart's, 1892.
— Ueber die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV, 1893.
Stationen der Deutschen Tiefsee-Expedition, 1898—99, Leipzig 1899.
Todaro, F., Sur les premiers phénomènes du développement des Salpes. Arch. Ital. Biol., T. II, 1882. (Kenne ich nur aus dem Citat von Floderus 1886.)
— Sull'omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati. Rend. Accad. Lincei, Vol. IV, 1889. Uebersetzt in: Arch. Ital. Biol., T. XI, 1889.
Traustedt, M. P. A., Die Thaliacea der Plankton-Expedition. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. II, E. a. A., 1893.
Ulianin, B., Ueber die embryonale Entwickelung des *Doliolum*. Zool. Anz., 1881.
— Zur Naturgeschichte von *Doliolum*. Zool. Anz., 1882, No. 118 u. 119.
— Einige Worte über die Fortpflanzung des *Doliolum* und der *Anchinia*. Zool. Anz., 1883, No. 152.
— Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel. Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel, Monogr. X, 1884.
Ussow, Beiträge zur Kenntnis der Tunicaten, 1876. Schriften K. Ges. Liebh. d. Natw., Bd. XVIII, Moskau 1876 (Russisch).
Vogt, Ch., Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. II. Mém. Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice, Genf 1854.
Willey, A., Studies on the Protochordata. I. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. XXXIV, 1893.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2983

Tafel I.

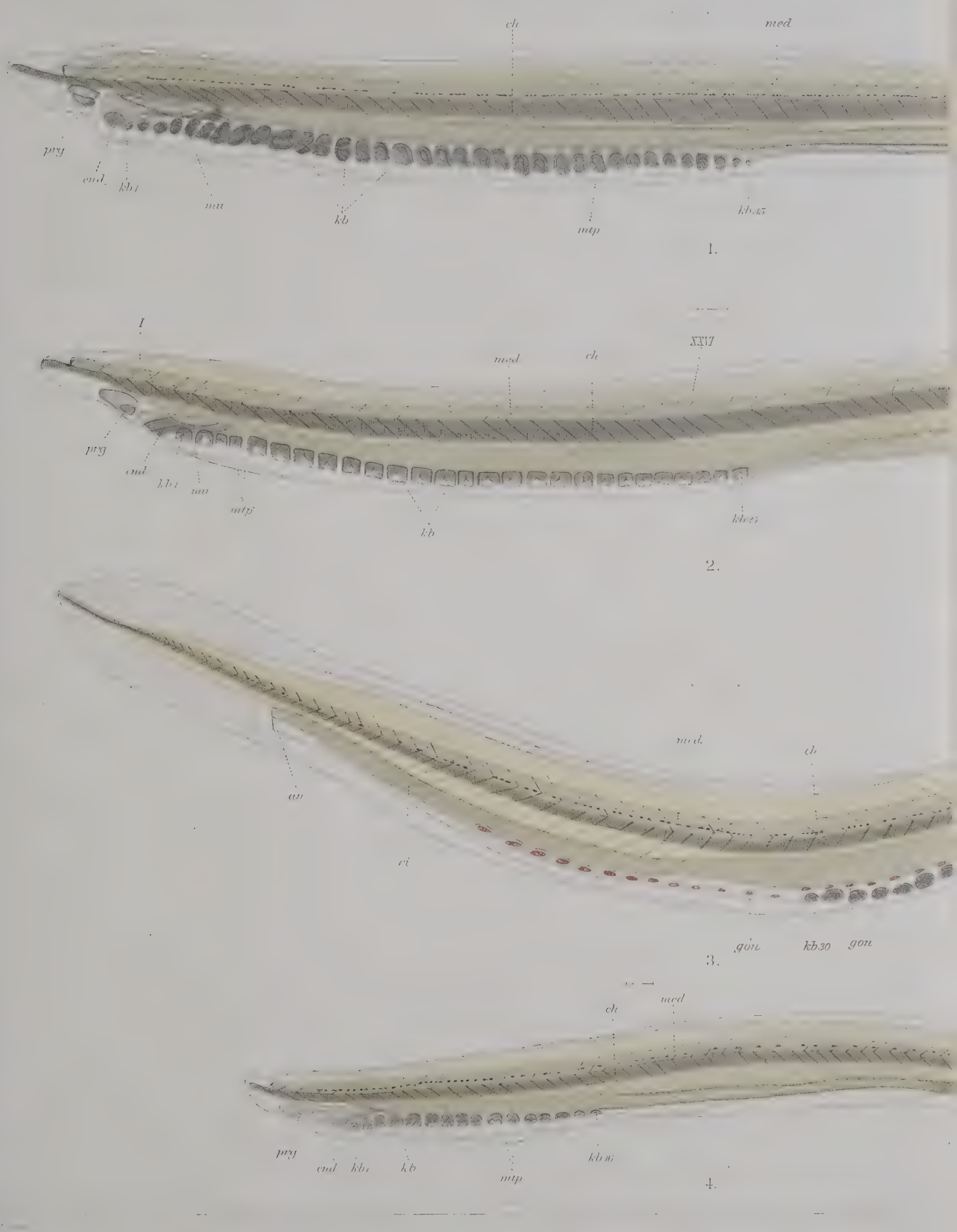
Verzeichnis der Abkürzungen der Tafeln.

a.drk aufsteigender Verbindungskanal des dorsalen Rostralkanals.
an Anus.
Ao Aorta.
Apl Analplexus.
ch Chorda.
coe.d rechte Cölomhälfte.
coe.s linke Cölomhälfte.
coe.s.d. dorsaler Abschnitt der linken Cölomhälfte.
coe.s.k Kanal der linken Cölomhälfte.
coe.s.v ventraler Abschnitt der linken Cölomhälfte.
dav Darmvenen.
drk dorsaler Rostralkanal.
end Endostyl.
ewu Epithelwulst.
fa Flossenfaden.
fl Flossenkästchen.
fu Furche der Kiemenbogenhälften.
Gon Gonade.
haf halbmondförmige Falte.
H.N. HATSCHEK's Nephridium.
H.N.M. Mündung desselben.
Kb Kiemenbogen.
kbdr kolbenförmige Drüse.
kbdrm Mündung der kolbenförmigen Drüse.
kia Kiemenarterie.
kib Darmteil der Kiemenbogen.
kiba.s linke Kiemenbogenarterie.
kiba.d rechte Kiemenbogenarterie.
kibv Kiemenbogenvene.
ki.mu Kiemenbogenmuskeln.
Koe KÖLLIKER's Riechgrube.
ksp Kiemenspalte.
l Lymphraum der Bauchflosse.
lam Stützlamelle.
lk Lymphkanälchen.
M.I 1. Myotom.
Me Trennungsmembran zwischen Aorta und HATSCHEK's Nephridium.
med Rückenmark.
mik mediane Kiemenbogenfurche.
mtp Metapleuralfalte.
mtp.l linke Metapleuralfalte.
mtp.r rechte Metapleuralfalte.
mu Mund.
n.I 1. Nerv.
n.A nutritorischer Abschnitt des Kiemendarmes.
pf Pfeiler des Kiemenbogens.
prg Präoralgrube.
prg.d dorsaler Blindsack der Präoralgrube.
prg.h Haupthöhle der Präoralgrube.
prg.v ventraler Blindsack der Präoralgrube.
prsm Schließmuskel der Präoralgrube.
prod präoraler Darm.
pter Pterygocöl.
Qu QUATREFAGES'sche Körperchen.
qkd dorsaler Querkanal der Rostralkanäle.
qkv ventraler Querkanal der Rostralkanäle.
r.A respiratorischer Abschnitt des Kiemendarmes.
Rh.l laterale Rostralhöhle.
Rh.v ventrale Rostralhöhle.
ri verdickter Epithelring im Darm.
S—S Sagittalachse.
sbrk subdorsaler Rostralkanal.
Schk Schwammkörper.
sept Septum.
sfh Sklerotomfaltenhöhle.
solc Solenocytenzelle.
solr Solenocytenröhrchen.
sph Kiemenspaltensphinkter.
std Stomodaeum.
vc Vena caudalis.
vri Verbindungsrinne zwischen Präoralgrube und Mund.
vrk ventraler Rostralkanal.
v.si Vena subintestinalis.
wa Wange.

Sämtliche Figuren mit Ausnahme von Fig. 12, 13, 33 und 46 sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat bei 130 mm Tubuslänge in Tischhöhe gezeichnet. Die Figuren 47, 48 sind auf $^3/_4$, die Figuren 49—68, 70 auf $^2/_3$ verkleinert.

Tafel I.

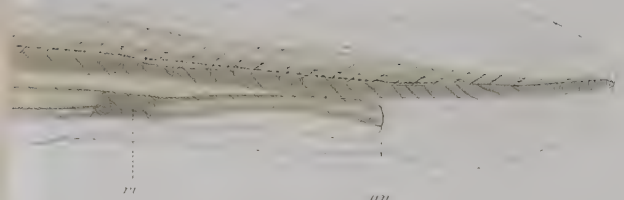
Fig. 1. *A. valdiviae*
„ 2. *A. stenurus*
„ 3. *A. pelagicus*
„ 4. *A.* „ juv.
} Habitusbilder.

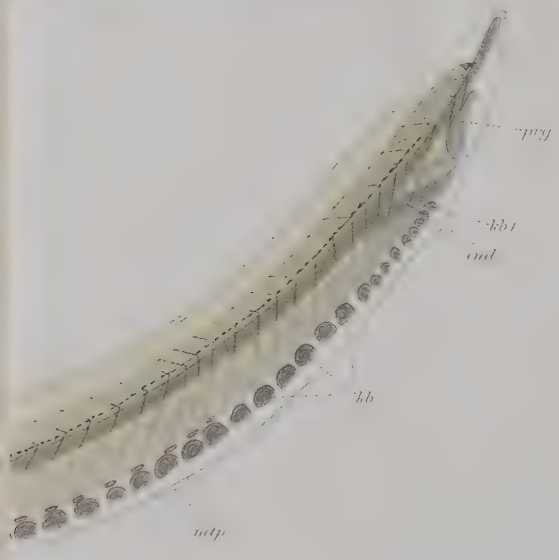


TAF. I.

1. Amphioxides valdiviae Goldschmidt. — 2. A. stenurus Goldsch. — 3. A. pelagicus Günth

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





ex. – 4. A. pelagicus Günther juv.

Tafel II.

Tafel II.

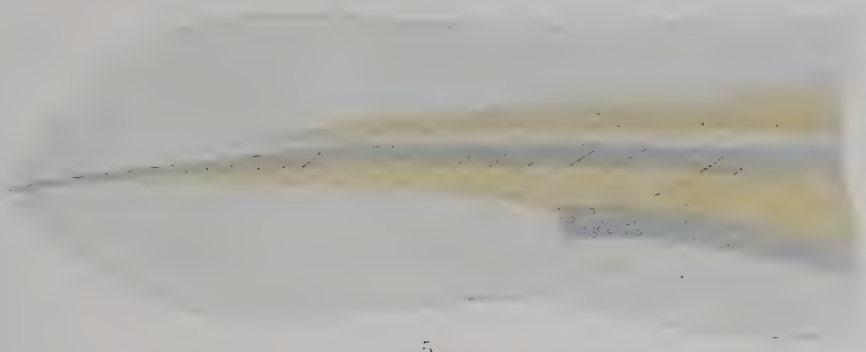
Fig. 5. *A. pelagicus*
„ 6. *A. valdiviae* } Schwanzende. Leitz, Obj. III, Ok. 1.
„ 7. *A. stenurus*

„ 8. *A. pelagicus.* Vorderende der Chorda. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, K.-Ok. 6.

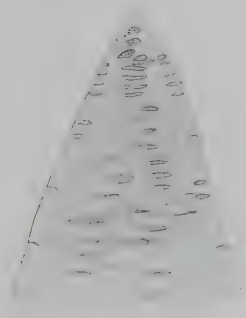
„ 9. *A.* „ Gehirn und KÖLLIKER'sche Grube, von der Seite gesehen. Leitz, Obj. 7, Ok. 1.

„ 10. *A.* „ Rostrum mit den Verästelungen des 1. und 2. Nerven der linken Seite. Leitz, Obj. 7, Ok. 1.

„ 11. *A. valdiviae.* Querschnitt durch Gehirn und KÖLLIKER'sche Riechgrube.

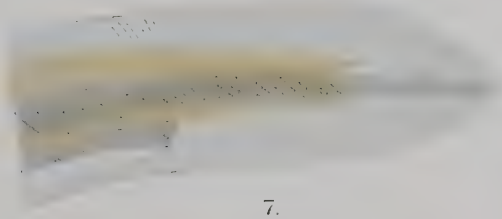


5.



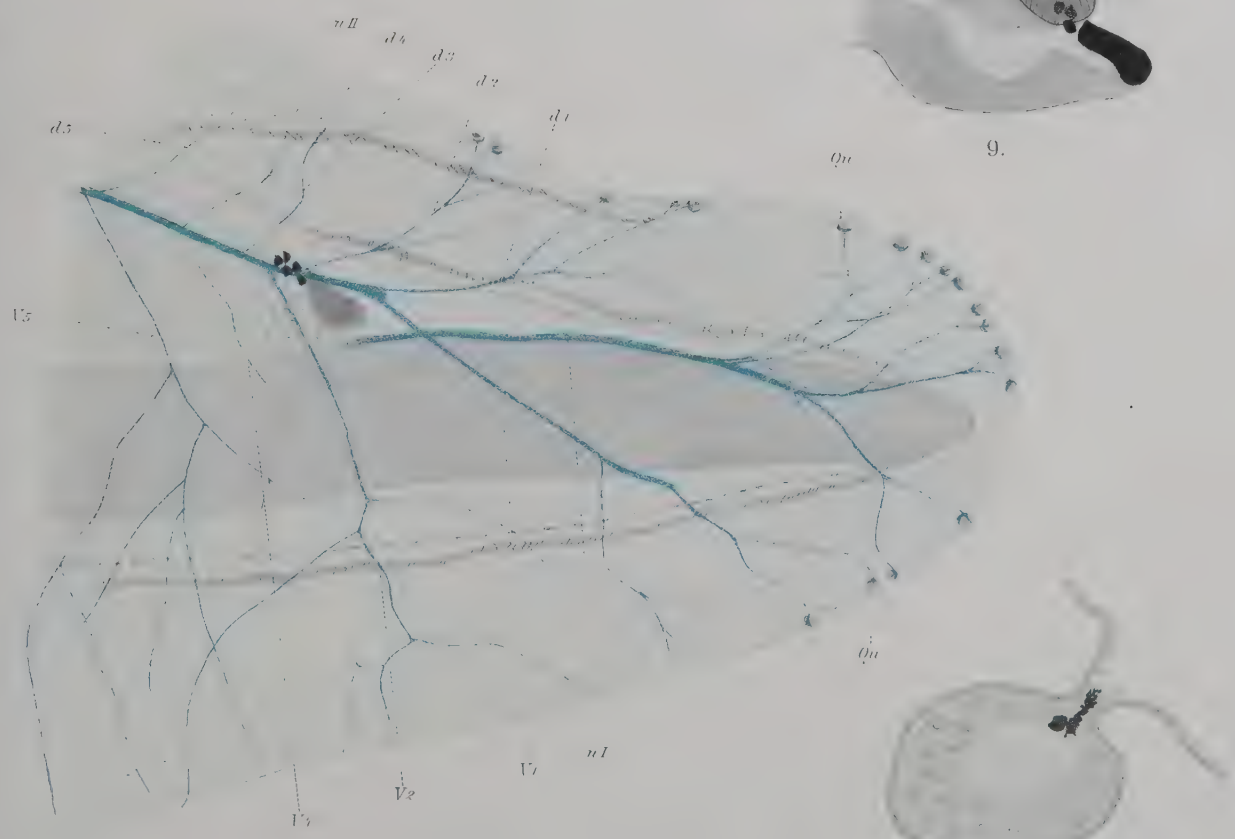
8.

6.



7.

9.



10.

11.

TAF. II.

6. 8. 11 A. caldwelliae Goldsch. – 5, 9, 10 A. pelagicus Günther. – 7. A. stenurus Goldsch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel III.

Tafel III.

Fig. 12. *A. valdiviae.* Plattenmodell des respiratorischen Abschnittes des Kiemendarmes mit der Körperwand in der Ausdehnung von 3 Kiemenspalten; die Metapleuralfalten sind entfernt; schräg von oben gesehen.

„ 13. Desgl. a von innen, b von außen gesehen.

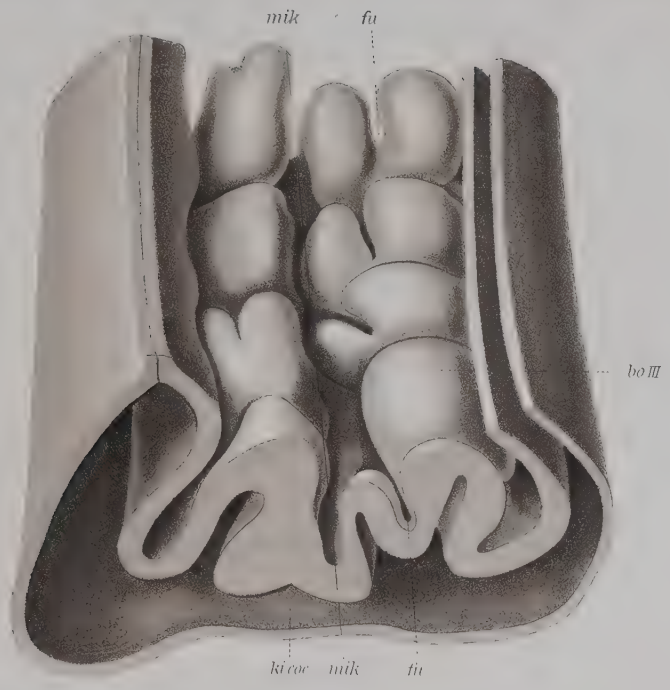
„ 14. *A. valdiviae.* Vorderende von links. Ca. 100-fache Vergr.

„ 15. *A.* „ } Vorderende von links. Leitz, Obj. III, Ok. 1.

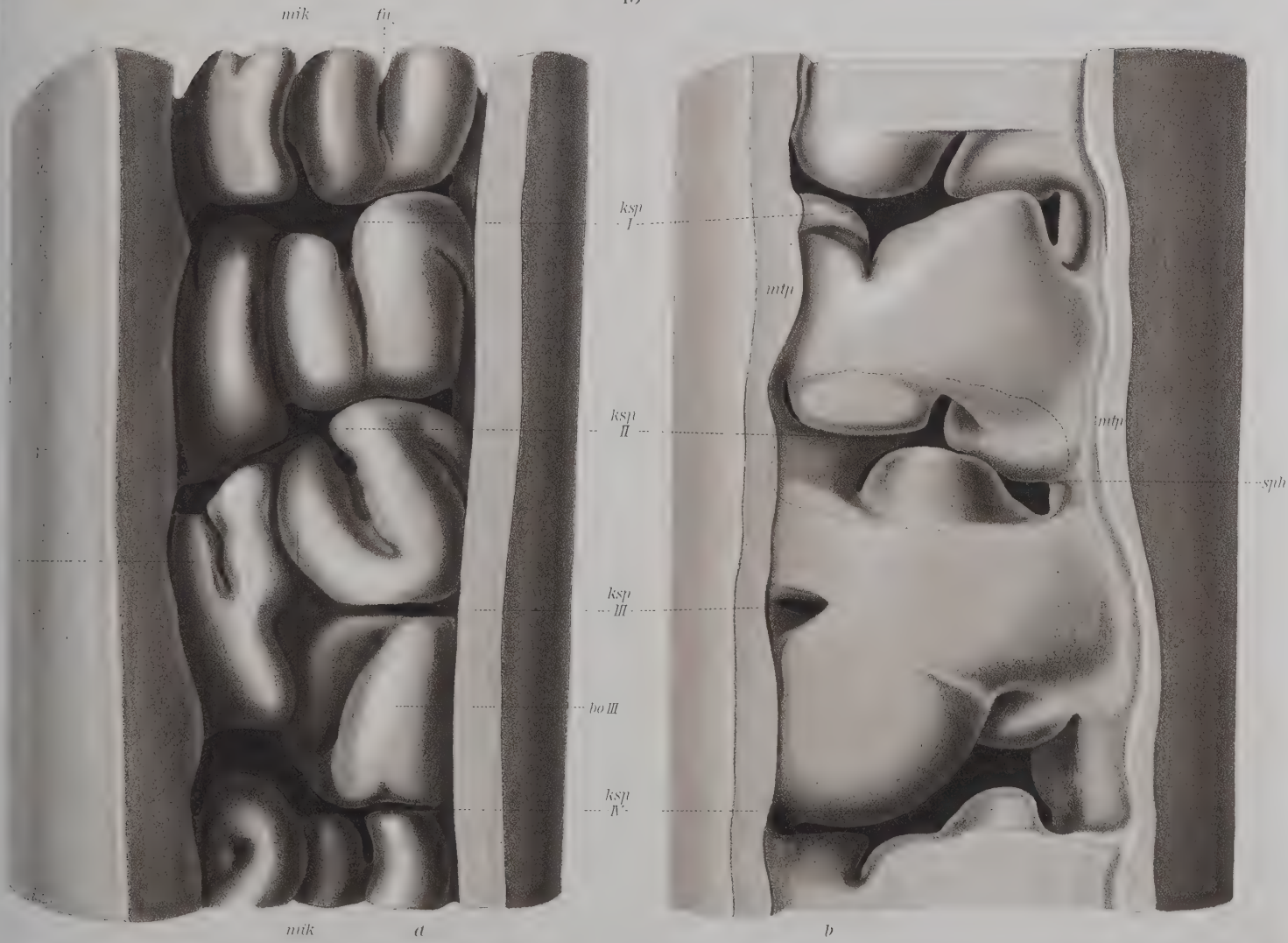
„ 16. *A. pelagicus* }

„ 17. *A. stenurus* }

12



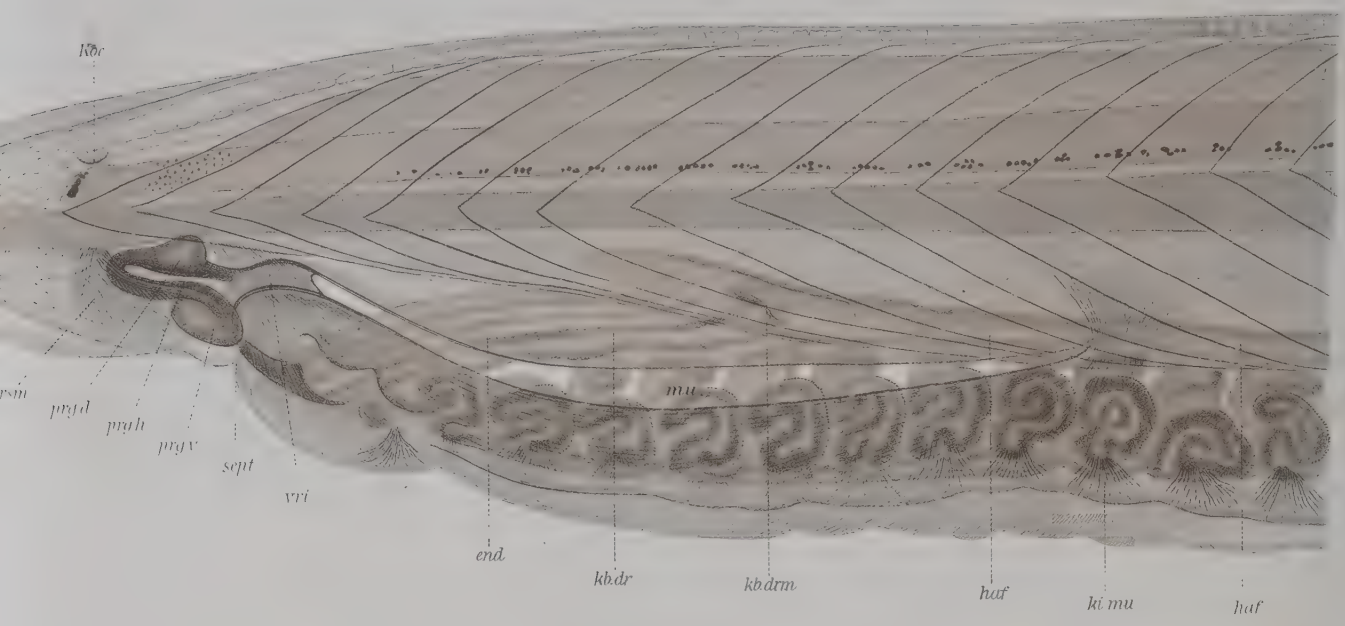
13



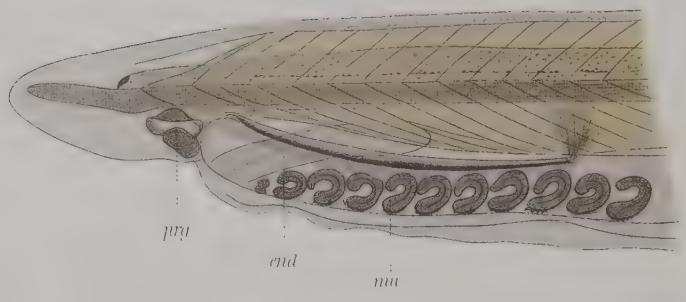
Taf. III

12, 13, 14, 15, *A. valdiviae* Goldsch. 16. *A. pel*

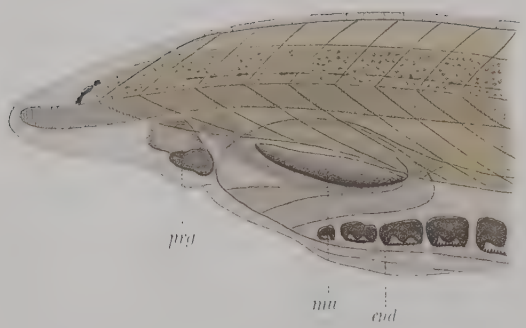
14



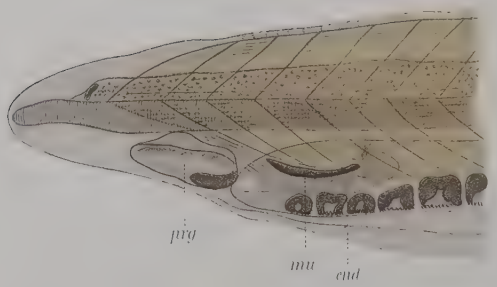
15



16



17

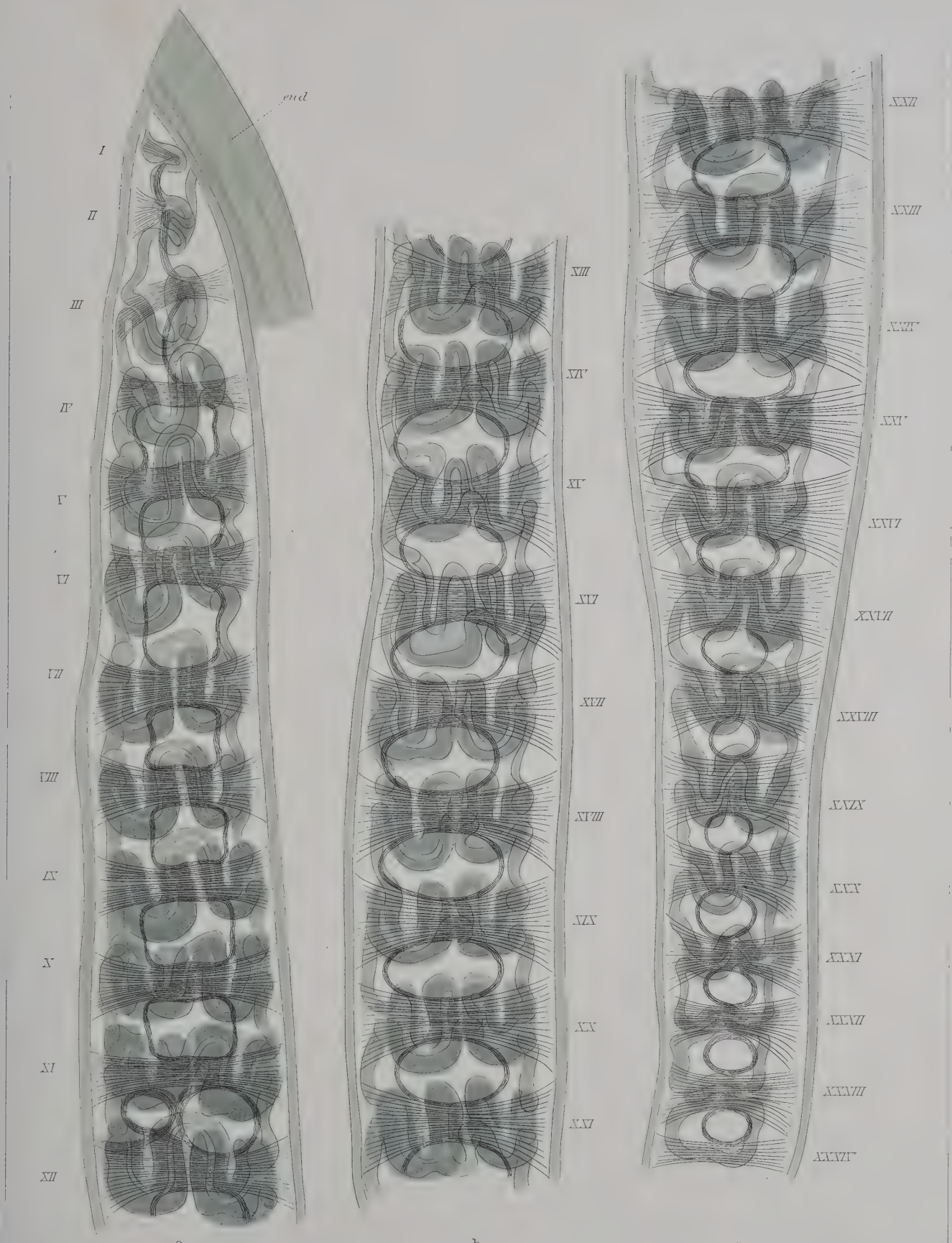


agicus Günther. 17. A. stenurus Goldsch.

Tafel IV.

Tafel IV.

Fig. 18. *A. valdiviae.* Flächenpräparat der gesamten Pars respiratoria des Kiemendarmes, von innen gesehen; a, b, c folgen aufeinander. Leitz, Obj. 5, Ok. 2.



18.

F. Goldschmidt gez.

TAF. IV.

A. valdiviae Goldsch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel V.

Tafel V.

Fig. 19. *A. valdiviae.* 2 Kiemenbogen, von der linken Seite gesehen. Totalpräparat. Leitz, Obj. 7, Ok. 1.

„ 20. *A. pelagicus.* Flächenpräparat der Pars respiratoria des Kiemendarmes, von innen gesehen. Leitz, Obj. 5, Ok. 1.

„ 21. *A. valdiviae* } 2 Kiemenbogen, von der linken Seite gesehen, Totalpräparat. Leitz,

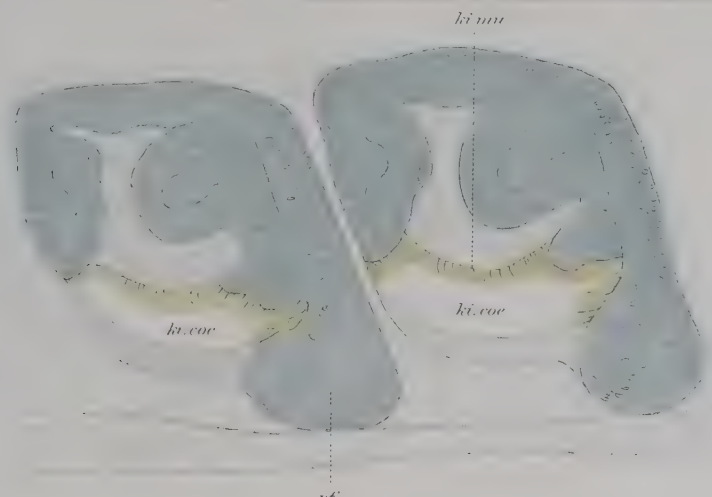
„ 22. *A. pelagicus* } Obj. 7, Ok. 1.

„ 23. *A. valdiviae.* Frontalschnitt, auf der Höhe der Grenze von Pars respiratoria und nutritoria des Darmes geführt. Leitz, Obj. 5, Ok. 1.

„ 24. Desgl. etwas schief durch die Pars respiratoria des Kiemendarmes. Leitz, Obj. 7, Ok. 1.

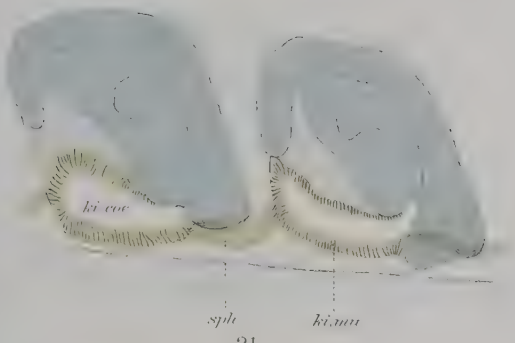
„ 25. Desgl. Schnitt durch die Kiemenbogenmuskulatur. Leitz, hom. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 1.

„ 26. Desgl. Geißelzellen des Kiemendarmes.

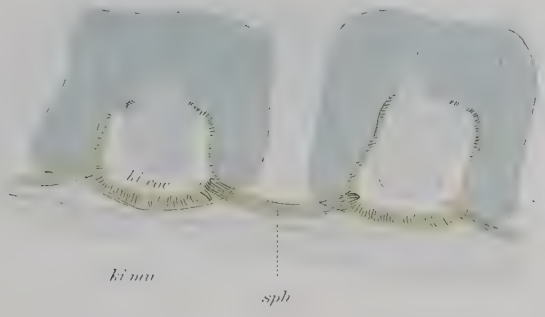


19.

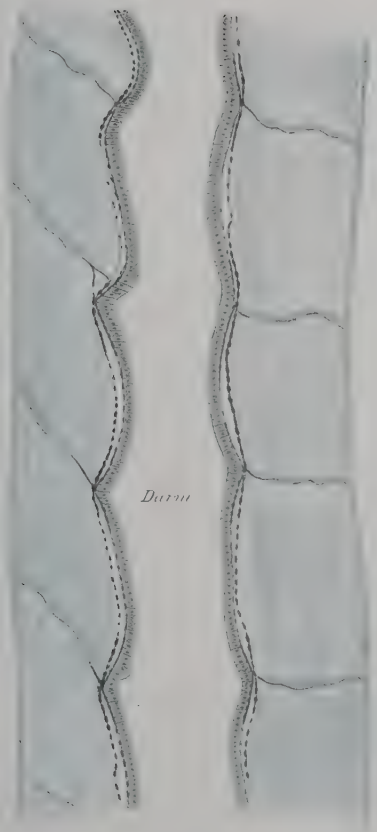
20.



21.



22.



23.

24

25.

26.

TAF. V.

19, 21, 23 – 26 A. valdiviae Goldsch. – 20, 22 A. pelagicus Günther.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel VI.

Tafel VI.

Fig. 27. *A. valdiviae.* Querschnitt durch die Mündung des Hatschek'schen Nephridiums in den Darm. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, K.-Ok. 8.

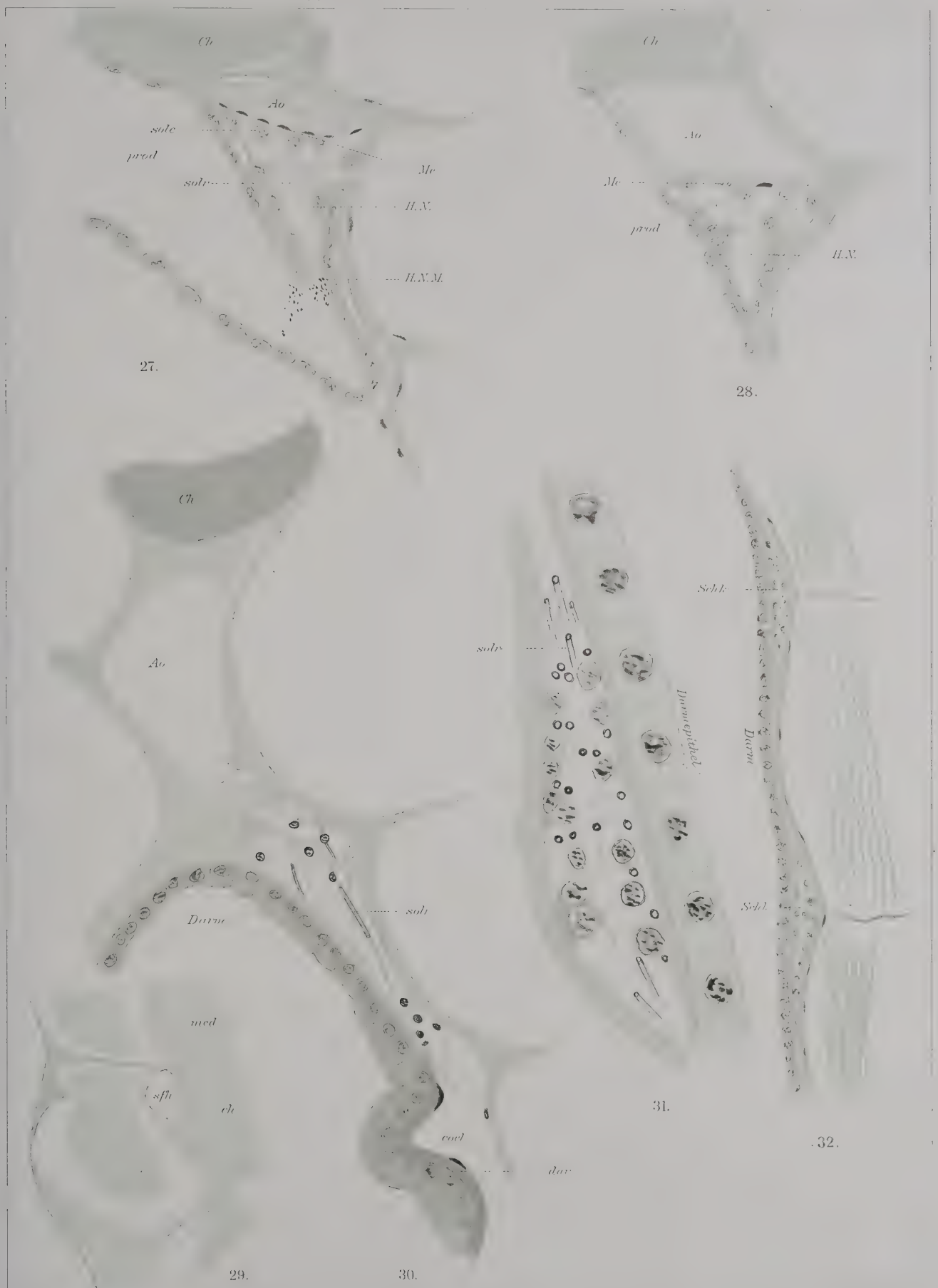
„ 28. Desgl., einige Schnitte weiter hinten.

„ 29. *A. valdiviae.* Aus einem Querschnitt durch das Vorderende zur Demonstration der Cölotomdivertikel. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, Ok. 1.

„ 30. *A.* „ Querschnitt durch den Schwammkörper und Umgebung. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, K.-Ok. 6.

„ 31. *A.* „ Frontalschnitt durch den Schwammkörper. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, K.-Ok. 12.

„ 32. *A.* „ Frontalschnitt durch zwei aufeinander folgende Schwammkörper. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, Ok. 1.



TAF. VI.

A. valdiviae Goldsch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel VII.

Tafel VII.

Fig. 33. Schematische Darstellung des Vorderendes von *A. valdiviae*, von der Dorsalseite gesehen zur Demonstration der Cölom- und Cölotomverhältnisse. Die Größenrelationen entsprechen nicht genau den wirklichen.

„ 34. *A. pelagicus.* Vorderende, von der Seite gesehen, mit den mesenchymatösen Stützelementen. Leitz, Obj. 5, Ok. 1.

„ 35. *A.* „ Eine männliche Gonade von der Seite im Totalpräparat. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, Ok. 1.

„ 36. } *A.* „ Basis der Flossenfäden, 36 hinter 37. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, Ok. 1.
„ 37. }

„ 38. *A.* „ Flossenfäden der ventralen Schwanzflosse. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, Ok. 1.

„ 39. *A. valdiviae.* Stück eines Querschnittes durch die Schwanzflosse. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, K.-Ok. 6.

„ 40. *A. stenurus.* Schwanzflossenfäden. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, Ok. 1.

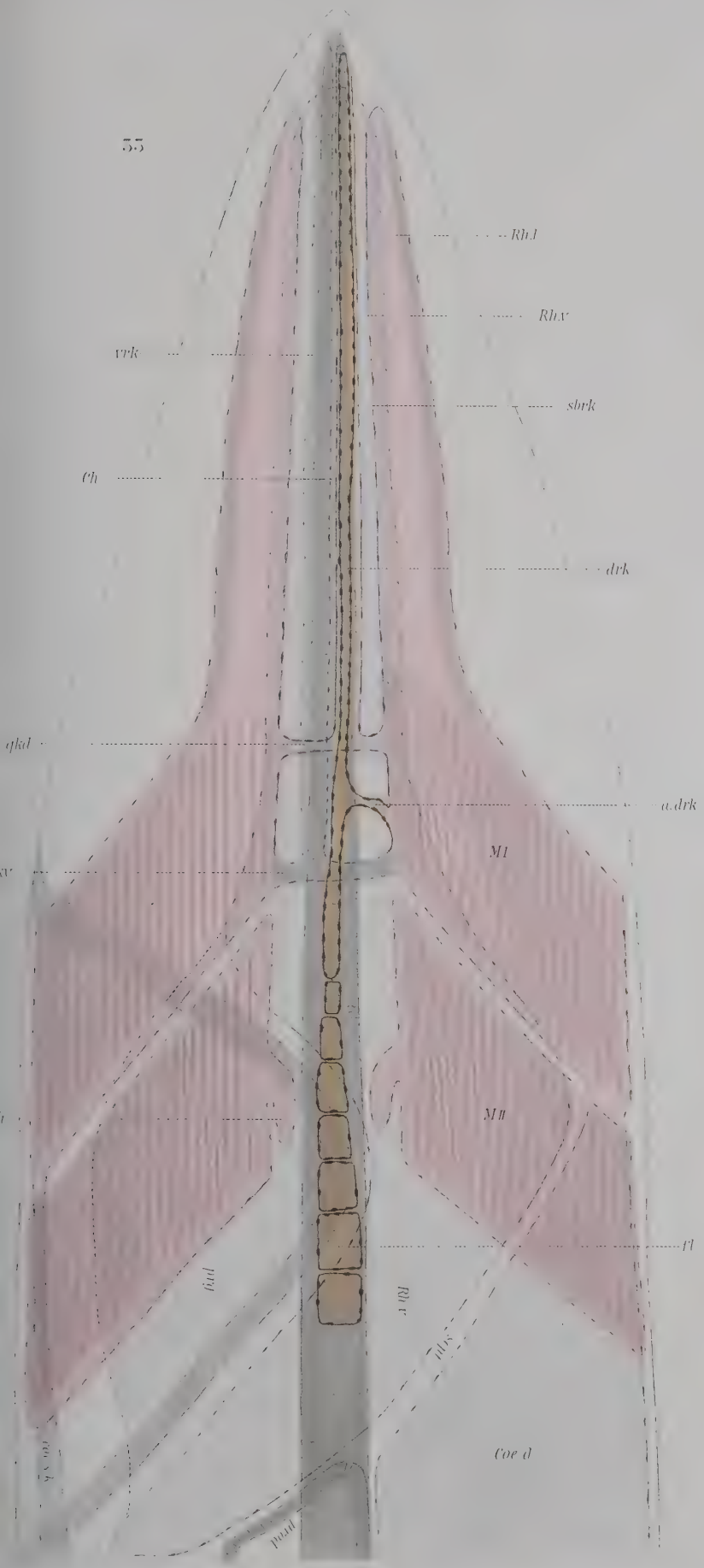
„ 41. *A. pelagicus.* Mesenchymzellen des Rostrums. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, Ok. 1.

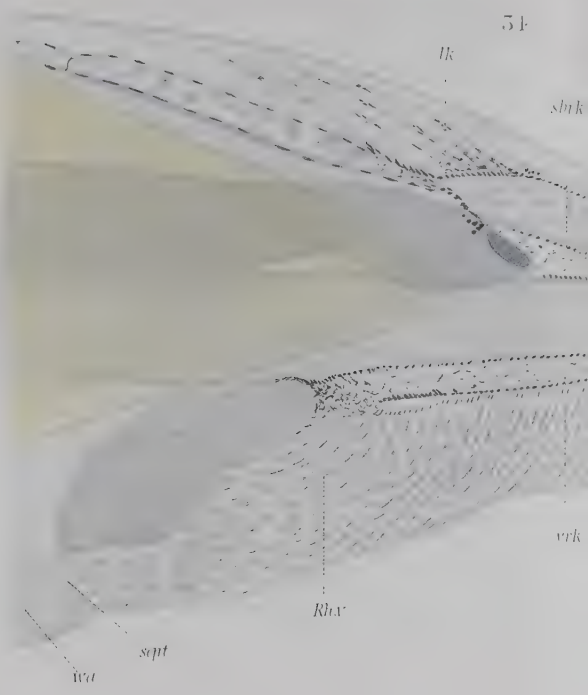
„ 42. *A.* „ Flossenkanälchen des Rostrums. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, Ok. 1.

„ 43. *A. valdiviae.* Fadenzellen des Peritoneums. Leitz, Apochr. Imm. 2 mm, K.-Ok. 6.

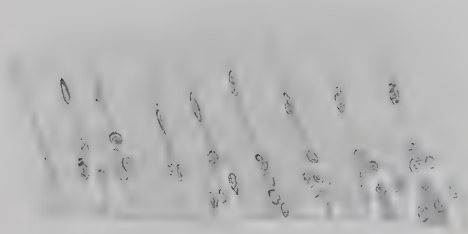
„ 44. *A. pelagicus* } Präoralorgan, von der Seite gesehen. Leitz, Obj. 5, Ok. 1.
„ 45. *A. valdiviae* }

„ 46. Schema des Blutgefäßsystems von *Amphioxides.* Die Gefäße der Schwammkörper sind weggelassen.

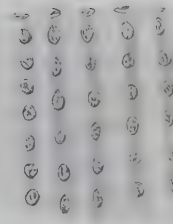




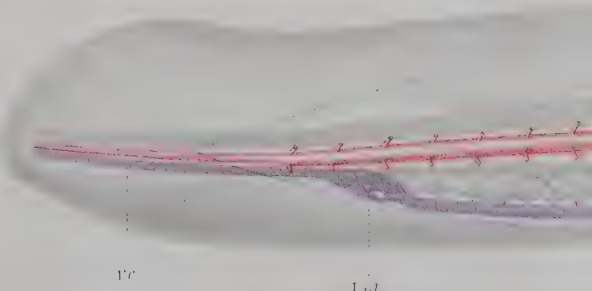
36



40



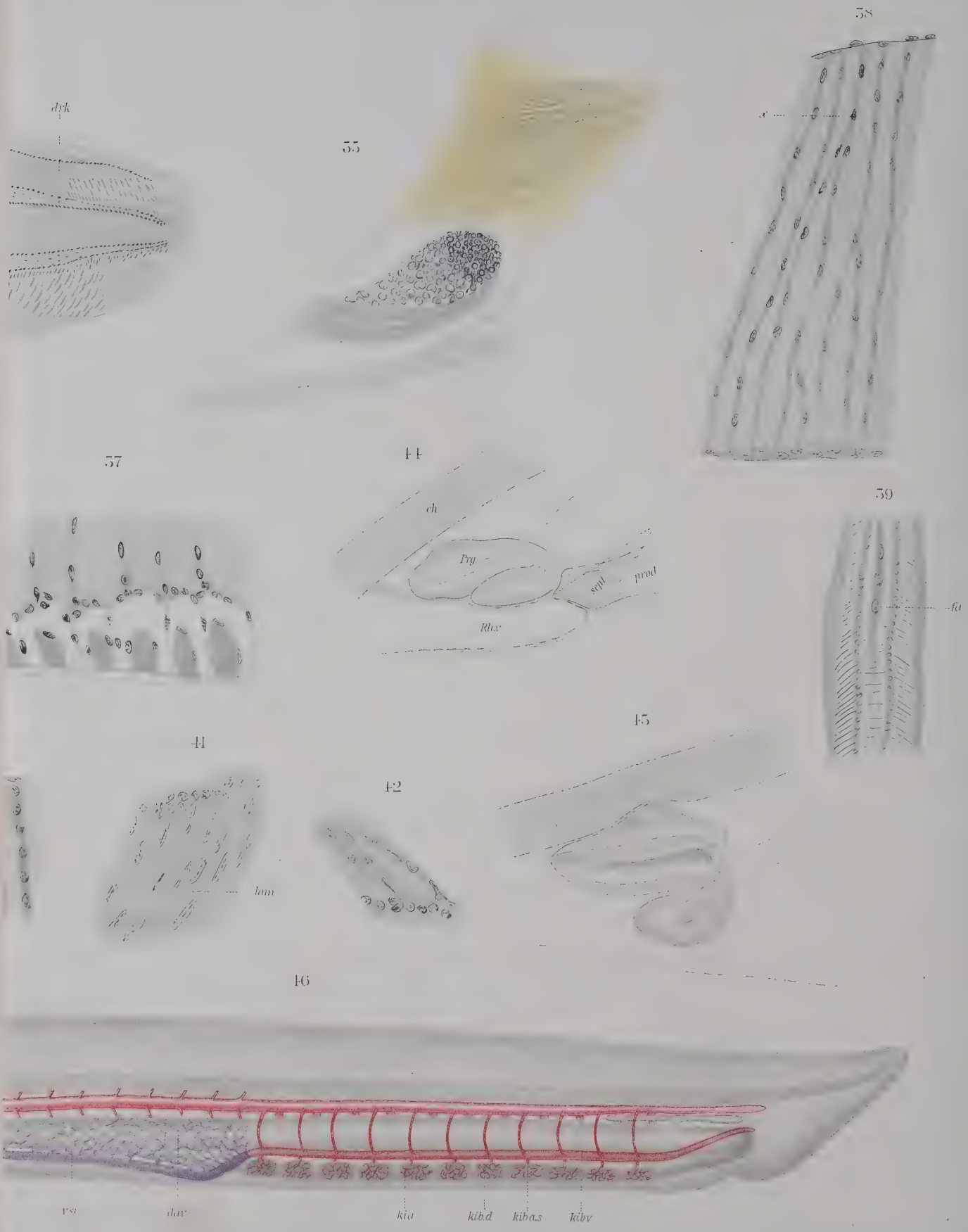
43



Taf. VII.

33, 39, 43, 45, 46. *A. valdiviae* Goldsch. 34-38, 41, 42, 44

Verlag von Gustav Fi



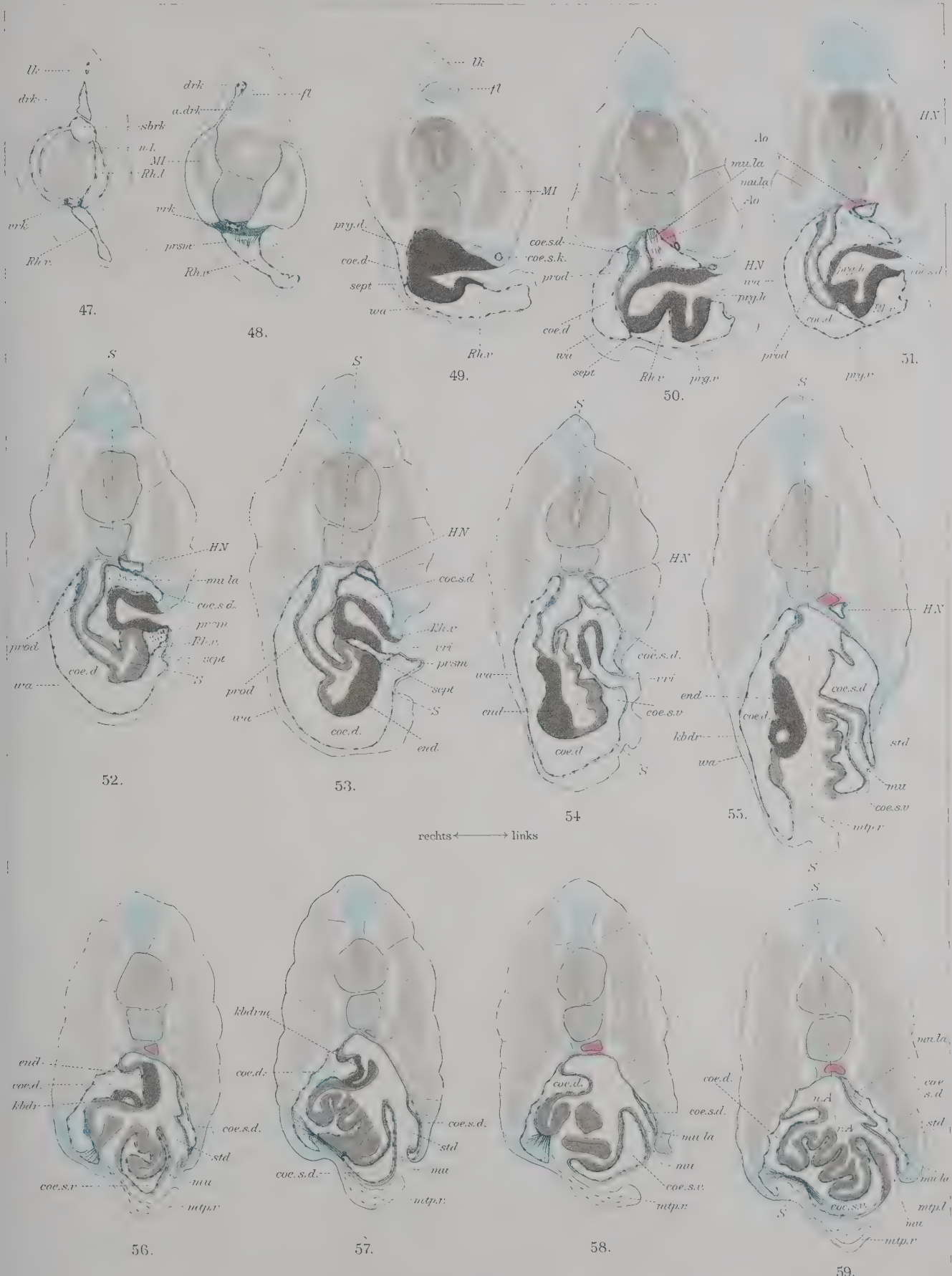
A. pelagicus Günther. 40. A. stenurus Goldsch.

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a. M.

Tafel VIII.

Tafel VIII.

Fig. 47—59. *A. valdiviae.* Querschnitte einer Serie von vorn nach hinten. Fig. 47—55 Leitz, Obj. 5, Ok. 2; Fig. 56—59 Obj. 5, Ok. 1. Figg. 47, 48 sind auf $^3/_4$, die anderen auf $^2/_3$ verkleinert.



R. Goldschmidt gez.

Lith. Anst. u. K. Wesser, Jena

TAF. VIII.

A. valdiviae Goldsch.

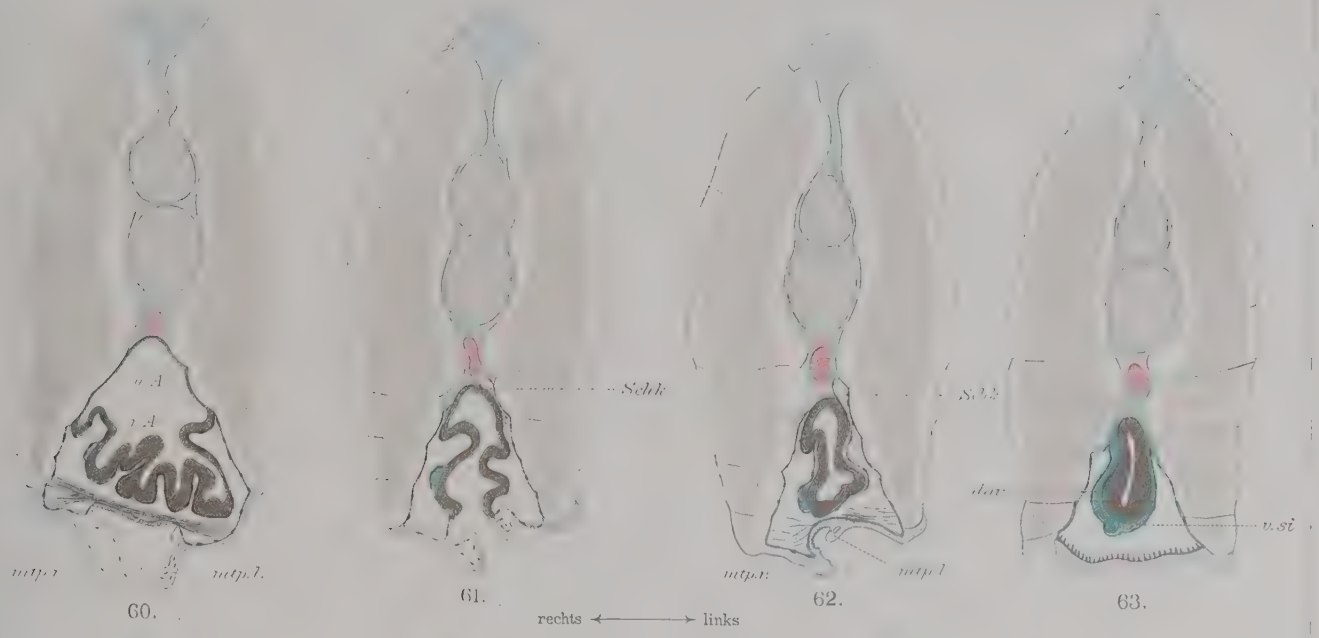
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel IX.

Tafel IX.

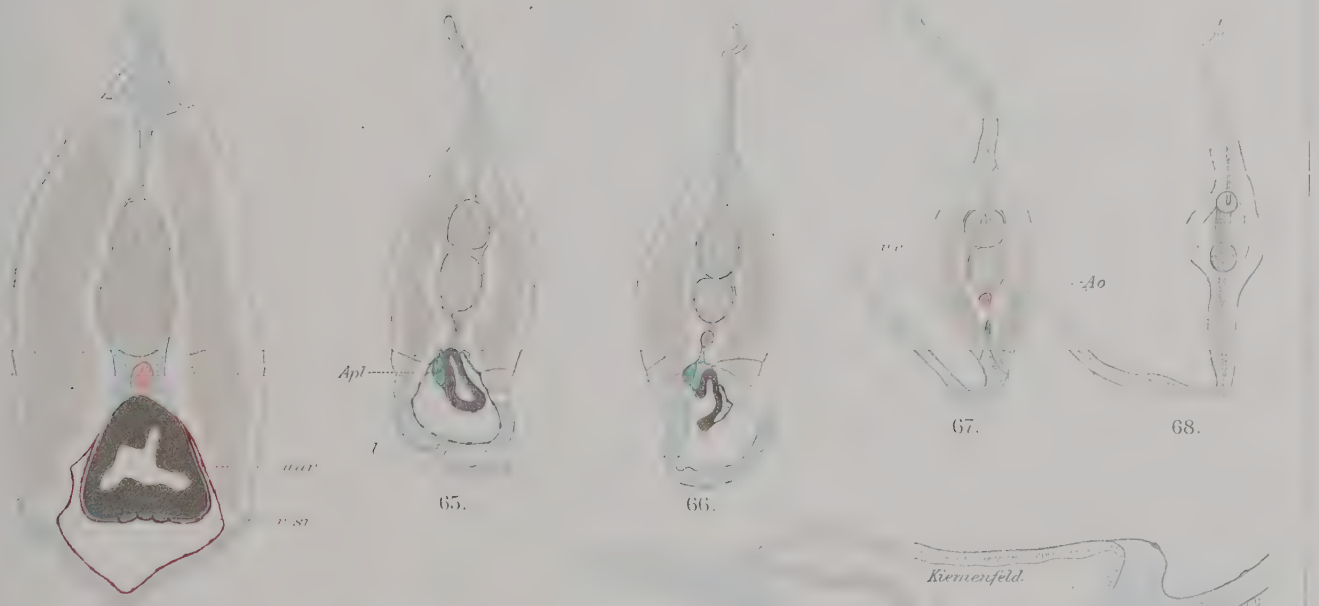
Fig. 60—68. *A. valdiviae.* Fortsetzung der Querschnitte auf Tafel VIII. Leitz, Obj. 5, Ok. 1.
„ 69, 70. *A. pelagicus.* Querschnitte durch das Vorderende. Leitz, Obj. 5, Ok. 2.
„ 71. *A. valdiviae* } Querschnitte durch das Kiemenfeld und die Metapleuralfalten. Leitz,
„ 72. *A. pelagicus* } Obj. 7, Ok. 2.

Die Figg. 60—68, 70 sind auf $^2/_3$ verkleinert,

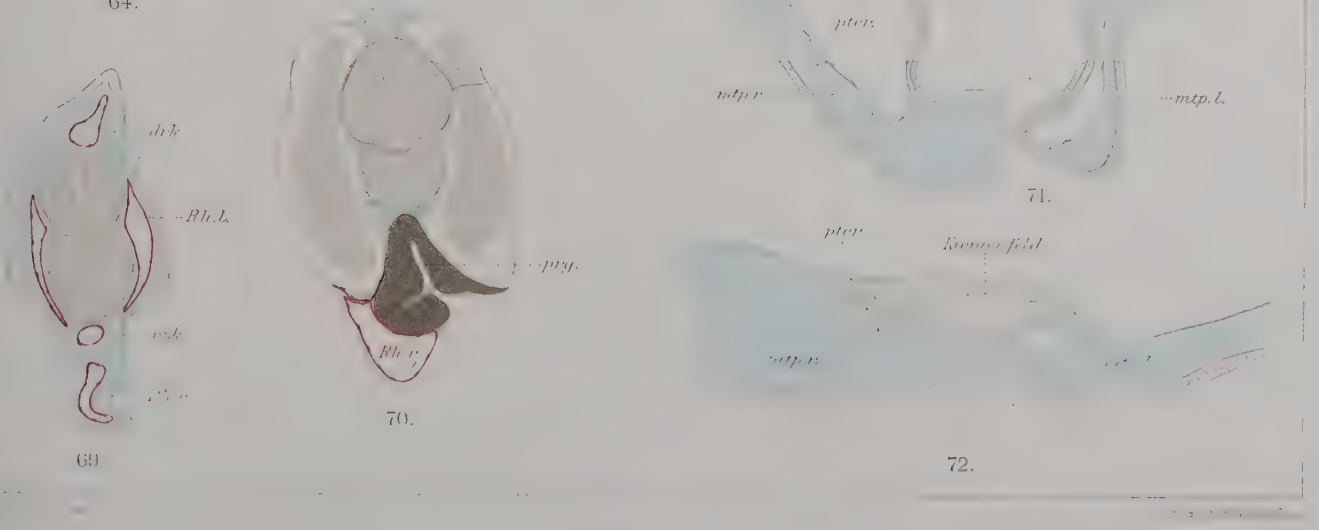


60. 61. 62. 63.

rechts ⟵ ⟶ links



64. 65. 66. 67. 68.



69. 70. 71. 72.

TAF. IX.

60 – 68, 71 A. valdiviae Goldsch. – 69, 70, 72 A. pelagicus Günther.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel X.

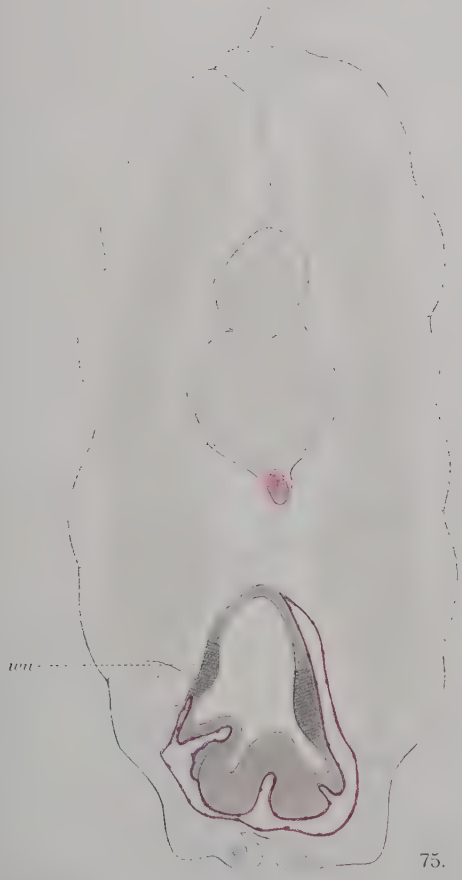
Tafel X.

Querschnitte durch *A. pelagicus*. Leitz, Obj. 5, Ok. 1.

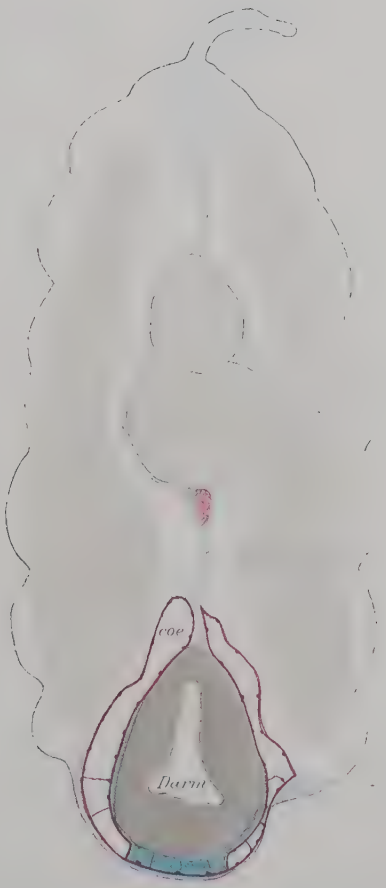
Fig. 73 durch den Mund.
„ 74 durch die mittlere Kiemendarmregion.
„ 75 durch die hintere Kiemendarmregion.
„ 76 durch das hintere Körperdrittel.

73.

74.



75.



76.

TAF. X.

A. pelagicus Günther.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

LIBRARY
FISH & WILDLIFE SERVICE
PACIFIC OCEANIC FISHERY
INVESTIGATIONS

Tafel XI.

(Tafel I.)

Tafelerklärung.

Durchgehende Bezeichnungen.

bb Blutbahnen.
bk Blutkörperchen.
bm Bindegewebsmembran, die zum Verschluß der Herzhöhle dient.
ch Chorda.
ch' Chorda im Zerfall begriffen.
cl Kloakalhöhle, aus der Verschmelzung der beiden peribranchialen Einstülpungen entstanden.
cls Ausstülpung der Kloakalhöhle, die in den Stolo prolifer als vorderer Kloakalstrang eingeht.
cls' hinterer Kloakalstrang des Stolo prolifer, von der Ausstülpung der Kloakalhöhle entstanden.
clt dorsale Kloakaltuben der Knospen.
clt' dorsale Kloakaltuben aufgetrennt, bei Lateralsprossen.
co Chorion, „Eihaut" der Larve, bezw. des Eies.
D distal.
d Darmrohr.
dt Dotter.
dth Dotterhaut,
dr darmumspinnende Drüse.
e Egestions-, Kloakalöffnung.
ed Enddarm.
ek mediane Ersatzknospe.
ek' mediane Ersatzknospe 1. Ordnung.
ek'' mediane Ersatzknospe 2. Ordnung.
ek''' mediane Ersatzknospe 3. Ordnung.
ek'''' mediane Ersatzknospe 4. Ordnung.
ekt Ektoderm.
en Entoderm.
end Endostyl.
ep Epicard.
eph Epicardhöhle.
fb Flimmerband.
fg Flimmergrube.
fk Flimmerkanal.
flz Follikelzellen (sekundäres Follikel).
flz' vakuolisierte Follikelzellen.
flz'' aus der Ovarialwand austretende Follikelzellen.
fn Nerv, der zum Flimmerband geht.
ga Geschlechtsanlage der Knospe.
ga' von der Geschlechtsanlage abstammende Zellen in Median- und Lateralknospen.
gk Geschlechtsknospe.
go Gehörorgan der Amme.
guk Geschlechtsurknospe.
guk' Geschlechtsurknospe 1. Ordnung.
guk'' Geschlechtsurknospe 2. Ordnung.
guk''' Geschlechtsurknospe 3. Ordnung.
h Hoden.
h' Ausführgang des Hodens.
hp Hypophysis.
hz Herz.
hzh Herzhöhle.
hzs vom Larvenherz abstammender Zellstrang des Stolos.
i Ingestionsöffnung.
k Kiemenlamelle.
kb Keimbläschen.
ke Keimepithel.
ke' Teilungszone im Keimepithel.
kn Kiemennerv.
kr „Kiemenrohr", hintere Aussackung der Pharyngealhöhle.
ks Kiemenspalte.
L links.
lh Leibeshöhle.
lk Lateralknospe.
mc Myocard.
mes Mesoderm.
mg Magen.
mk Medianknospe.
mr Mundrinne.
ms Muskel.
ms^{1,7} erster, siebenter Muskelstreifen.
msa Muskelanlage der Knospe (vorderer Kloakalstrang des Stolo prolifer).
mss Mesodermzellenhaufen, der als Mesodermstrang in den Stolo prolifer eingeht.
n Nervensystem.
n' erstes Nervenpaar.
n'' zweites Nervenpaar.
n''' drittes Nervenpaar.
na Nervensystemanlage der Knospe (Mesodermstrang des Stolo prolifer).
np Neuroporus.
oes Oesophagus.
op Epiplasma.
ot Otolith.
ov Ovarium.
ov' Ausführgang des Ovariums.
ovh Ovarialhülle (primärer Follikel).
P proximal.
p peitschenförmige Anhänge.
pc Pericard.
pch Pericardhöhle.
ph Pharyngealhöhle.
pha Pharyngealhöhlenanlage d. Knospe (aus der Verschmelzung der hinteren Kloakallappen des Stolo prolifer hervorgegangen).
phd dorsale Divertikel der Pharyngealhöhle in den Knospen.
pho Phorocyte.
pho' Phorocyte in Teilung.
phs Ausstülpung der Pharyngealhöhle, Pharyngealstrang des Stolo prolifer.
pr Peribranchialeinstülpung, Peribranchialtasche.
pr' aufgetrennte Peribranchialtasche, bezw. Reste derselben bei Lateralsprossen.
pro Oeffnung der Peribranchialeinstülpung.
R rechts.
r rüsselförmige Ektodermauftreibung der Larve.
rf Rückenauswuchs der Larve bezw. Amme.
s Stiel, mit welchem die Lateral- und Medianknospen dem Rückenauswuchs der Amme, die Geschlechtsknospen dem Ventralauswuchs des Pflegtieres (= Stiel der Medianknospe) aufsitzen.
sb Schwanzblase.
sl Stützlamelle im Stolo prolifer der Amme von *D. Gegenbauri*.
sms Schwanzmuskeln.
so Sohle, mit welcher die Knospen festsitzen.
sr Schwanzrudiment.
st Stolo prolifer.
sta Stoloanlage.
sz Sinneszellen.
tz Testazellen.
vf Ventralfortsatz des Pflegtieres (Stiel der Medianknospe).
wk Wanderknospe.
wk' Wanderknospe in Teilung begriffen.

Sämtliche Figuren sind nach einem Leitz mit dem ABBE'schen Zeichenapparate bei 17 cm Tubuslänge und 25 cm Bildweite entworfen, In den Zeichnungen einiger Totalpräparate (z. B. in denen der Stoloanlage Taf. XVI, Fig. 2—6) und in sämtlichen Zeichnungen von Schnitten ist das Ektoderm mit blauem, das Entoderm mit braunem, das Mesoderm mit rotem Ton angegeben.

Tafel XI.

(Tafel I.)

Fig. 1. Jüngstes beobachtetes Larvenstadium von *D. denticulatum*. 1 : 130.
„ 2. Dieselbe Larve bei schwächerer Vergrößerung. 1 : 30.
„ 3. Etwas weiter entwickelte Larve von *D. denticulatum*. 1 : 130.
„ 4. Dieselbe Larve bei schwächerer Vergrößerung. 1 : 30.
„ 5. Noch etwas ältere Larve von *D. denticulatum*. 1 : 130.
„ 6. Dieselbe Larve bei schwächerer Vergrößerung. 1 : 30.
„ 7—9. Längsschnitte durch aufeinander folgende Entwickelungsstadien des Gehörorgans bei Larven von *D. denticulatum*. 1 : 350.

Taf. I.
Dol. denticulatum.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Tafel XII.

(Tafel II.)

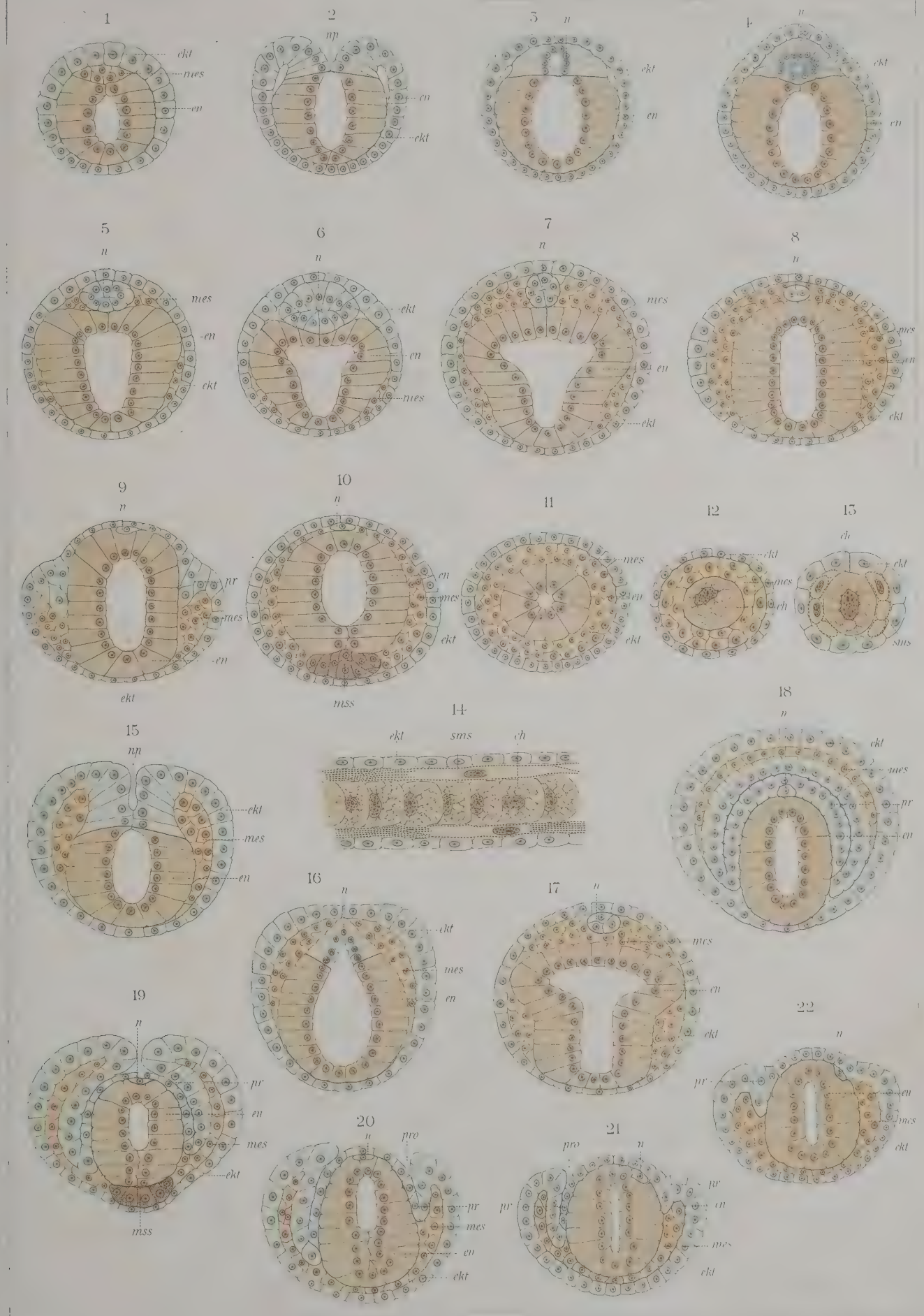
Tafel XII.

(Tafel II.)

Fig. 1—13. Querschnittsserie durch ein Taf. XI, Fig. 3 abgebildetes Larvenstadium von *D. denticulatum.* 1 : 250.

„ 14. Frontaler (horizontaler) Längsschnitt durch die Chorda dieser Larve. 1 : 250.

„ 15—22. Querschnittsserie durch ein Taf. XI, Fig. 5 abgebildetes Larvenstadium von *D. denticulatum.* 1 : 250.



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Taf. II.
Doliolum denticulatum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XIII.

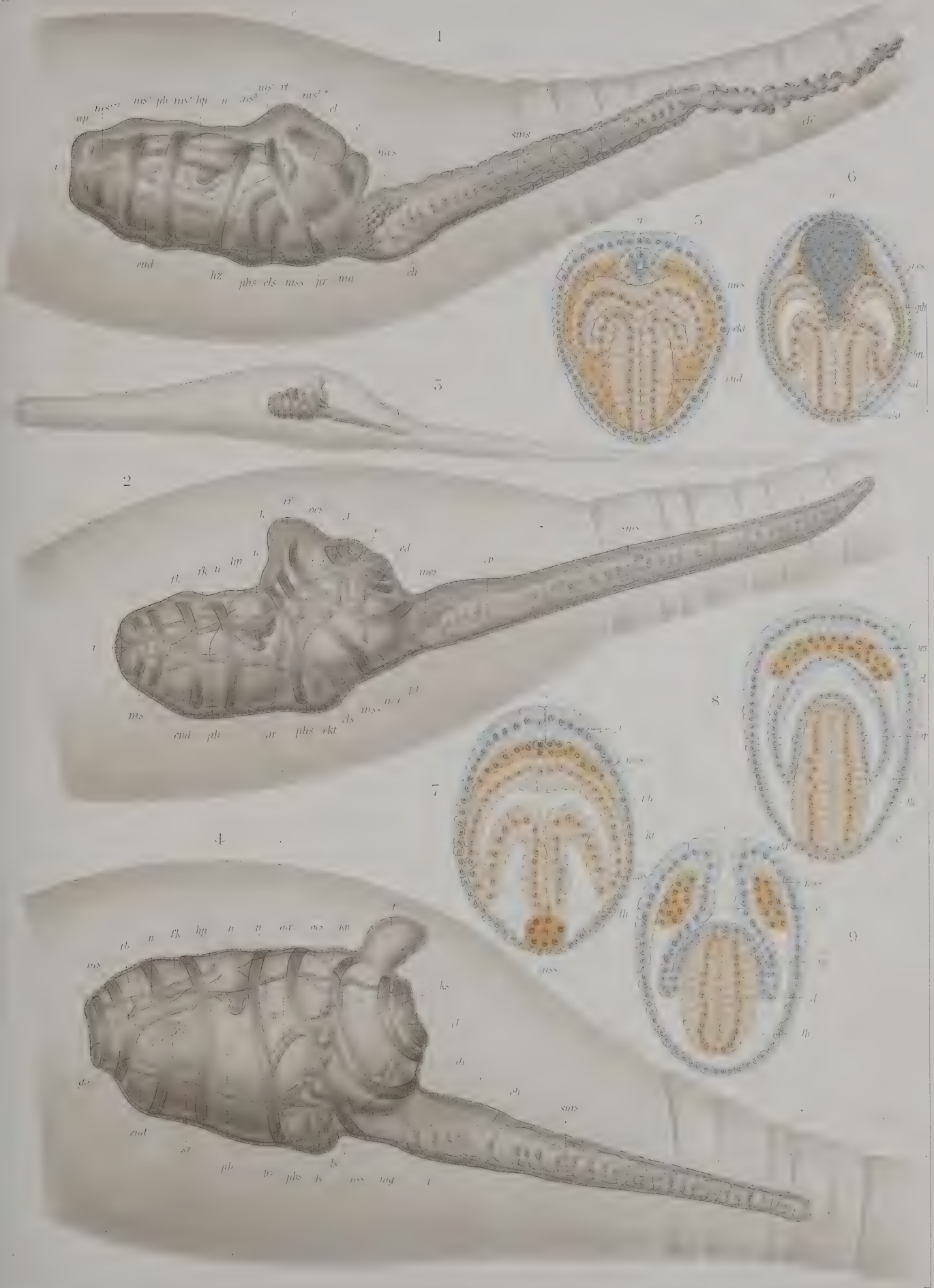
(Tafel III.)

Tafel XIII.

(Tafel III.)

Fig. 1—4. Aufeinander folgende Larvenstadien von *D. denticulatum.* Fig. 1, 2, 4 1:130; Fig. 3 1:30.

„ 5—9. Querschnitte durch ein Fig. 1 abgebildetes Larvenstadium. 1:250.



Taf. III.
Dol. denticulatum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XIV.

(Tafel IV.)

Tafel XIV.

(Tafel IV.)

Fig. 1. Frontaler (horizontaler) Längsschnitt durch ein Taf. XIII, Fig. 1 abgebildetes Larvenstadium von *D. denticulatum.* 1:200.

„ 2—5. Frontale (horizontale) Längsschnitte durch das Taf. XIII, Fig. 2 abgebildete Larvenstadium von *D. denticulatum.* 1:200.

„ 6 u. 7. Frontale (horizontale) Längsschnitte durch das Taf. XIII, Fig. 4 abgebildete Larvenstadium von *D. denticulatum.* 1:200.

„ 8 u. 9. Aufeinander folgende Entwickelungsstadien des Stolo prolifer bei jungen Larven von *D. Mülleri.* 1:350.

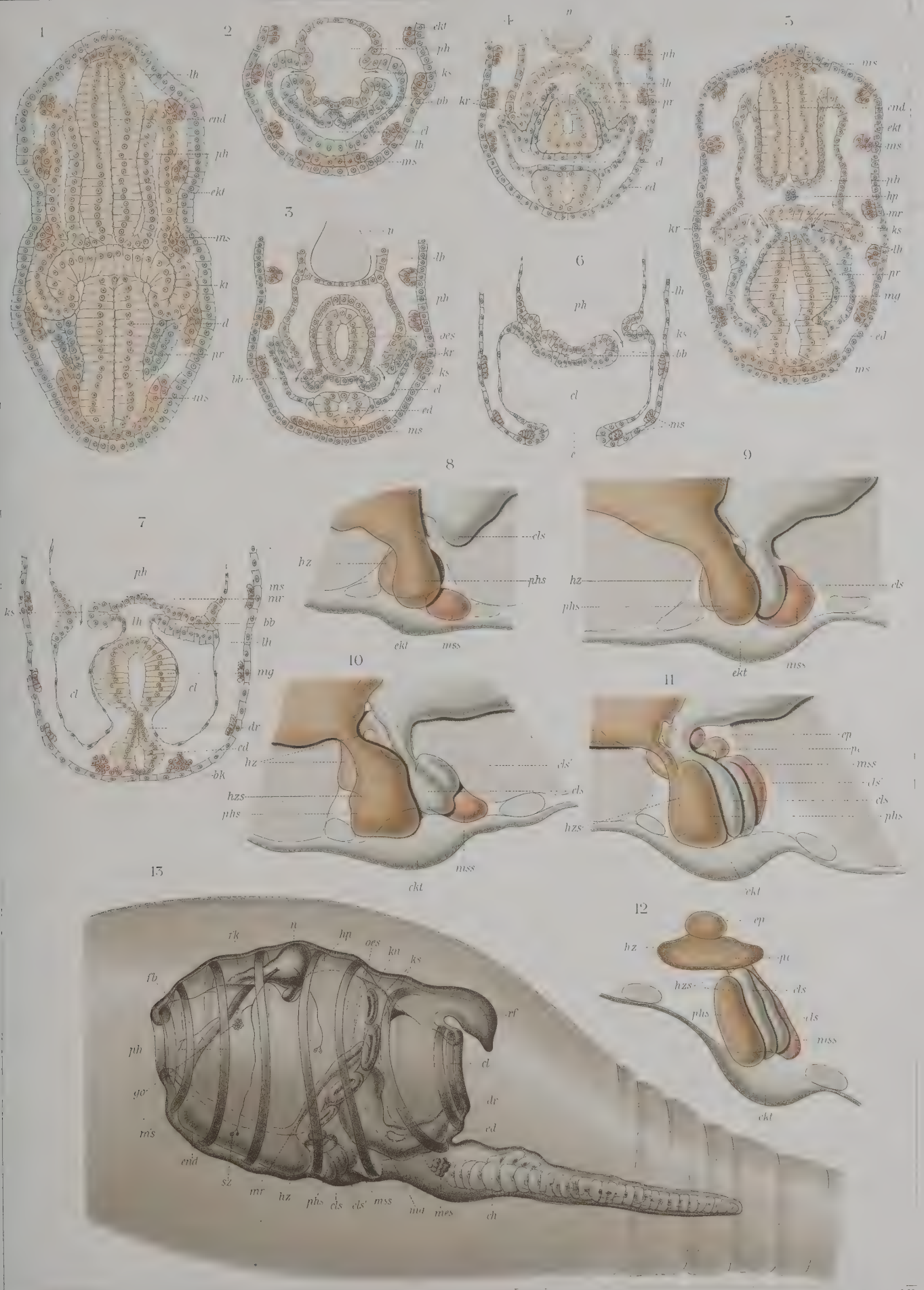
„ 10—12. Weitere Entwickelungsstadien des Stolo prolifer.

„ 10. Stoloanlage der Taf. XIII, Fig. 2 dargestellten Larve von *D. denticulatum.* 1:275.

„ 11. Stoloanlage der Taf. XIII, Fig. 4 dargestellten Larve von *D. denticulatum.* 1:275.

„ 12. Stoloanlage einer Larve von *D. Mülleri*, welche etwas älter ist als die Taf. XVII, Fig. 2 dargestellte. 1:350.

„ 13. Aelteres Larvenstadium von *D. denticulatum.* 1:130.



Neumann del. 12. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Taf. IV.

1-7, 10, 11, 13. Dol. denticulatum; 8, 9, 12. Dol. Mülleri.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XV.

(Tafel V.)

Tafel XV.

(Tafel V.)

Fig. 1. Aeltere Larve von *D. denticulatum.* 1:65.

„ 2. Alte Larve von *D. denticulatum* mit kugelig abgerundeter Larvenhülle. 1:40.

„ 3. Querschnitt durch die Stoloanlage, welche Taf. XIV, Fig. 8 abgebildet ist (*D. Mülleri*). 1:350.

„ 4. Querschnitt durch die Stoloanlage der Taf. XIII, Fig. 1 abgebildeten Larve von *D. denticulatum.* 1:250.

„ 5. Querschnitt durch den dorsalen Teil der Stoloanlage der Taf. XIII, Fig. 4 abgebildeten Larve von *D. denticulatum.* 1:350.

„ 6. Querschnitt durch den ventralen Teil derselben Stoloanlage. 1:350.

„ 7. Mittlerer frontaler Längsschnitt durch dieselbe Stoloanlage. 1:350.

„ 8. Mittlerer sagittaler Längsschnitt durch dieselbe Stoloanlage. 1:350.

„ 9. Querschnitt durch die Stoloanlage einer Larve von *D. denticulatum*, die etwa auf derselben Entwickelungsstufe steht wie die Fig. 2 abgebildete. 1:350.

„ 10. Querschnitt durch die Stoloanlage einer Larve von *D. Mülleri*, welche jener etwa gleichaltrig ist. 1:350.

„ 11. Querschnitt durch den dorsalen Teil des Stolo pr. einer jungen Amme von *D. denticulatum.* 1:350.

„ 12. Querschnitt durch den ventralen Teil desselben. 1:350.

Neumann del.

Taf. V.

1, 2, 4-9, 11, 12. Dol. denticulatum; 3, 10. Dol. Mülleri.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XVI.

(Tafel VI.)

Tafel XVI.

(Tafel VI.)

Fig. 1. Sagittaler Längsschnitt durch den völlig entwickelten Stolo prolifer einer Amme von *D. Gegenbauri.* 1 : 100.

„ 2. Querschnitt durch den dorsalen Teil des Stolo prolifer einer Amme von *D. Gegenbauri.* 1 : 170.

„ 3. Querschnitt durch den mittleren Teil desselben Stolo prolifer. 1 : 170.

„ 4. Querschnitt durch den ventralen, von der Epidermisduplikatur umhüllten Teil des völlig entwickelten Stolo prolifer einer Amme von *D. denticulatum.* 1 : 350.

„ 5. Querschnitt durch eine Geschlechtsurknospe vom Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. denticulatum.* 1 : 550.

„ 6. Querschnitt durch die Geschlechtsurknospe vom Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. denticulatum,* welche im Zerfall begriffen ist. 1 : 550.

„ 7. Phorocyten vom Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. denticulatum,* in Teilung begriffen. 1 : 550.

„ 8. Phorocyten unter der Geschlechtsurknospe am Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. denticulatum.* Flächenschnitt durch die Sohle des Ventralauswuchses. 1 : 350.

„ 9—12. Distalwärts aufeinander folgende Abschnitte der Verlängerung des Stolo prolifer einer Amme von *D. Gegenbauri.* 1 : 460.

„ 13. Wanderknospe von der Ventralseite einer Amme von *D. Gegenbauri.* 1 : 460.

„ 14. Wanderknospe von der Ventralseite einer Amme von *D. Gegenbauri,* in Teilung begriffen. 1 : 460.

Neumann del. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Taf. VI.

1-3, 9-14. Dol. Gegenbauri; 4-8. Dol. denticulatum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XVII.

(Tafel VII.)

Tafel XVII.

(Tafel VII.)

Fig. 1 u. 2. Aufeinander folgende Larvenstadien von *D. Mülleri.* 1 : 130.

„ 3. Altes Pflegtier von *D. denticulatum* mit 2 entwickelten Geschlechtstieren. Profilansicht. 1 : 20.

„ 4 u. 5. Geschlechtsknospen vom Rückenfortsatz einer alten Amme von *D. denticulatum.* Profilansicht. 1 : 350.

Taf. VII.

Tafel XVIII.

(Tafel VIII.)

Tafel XVIII.

(Tafel VIII.)

Fig. 1. Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. denticulatum* mit 35 Geschlechtsknospen. Die Geschlechtsurknospe ist durch die jüngsten Geschlechtsknospen verdeckt. Ventralansicht. 1 : 100.

„ 2. Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. denticulatum*, auf welchem sich 3 Geschlechtsurknospen fixiert haben. Ventralansicht. 1 : 100.

„ 3. Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. Gegenbauri* mit 26 Geschlechtsknospen. Ventralansicht. 1 : 100.

„ 4. Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. Mülleri* mit 24 Geschlechtsknospen. Ventralansicht. 1 : 100.

„ 5. Ventralauswuchs eines jungen Pflegtieres von *D. Gegenbauri*, welches noch dem Endabschnitt des Rückenfortsatzes der Amme aufsaß, mit 11 Geschlechtsknospen. Ventralansicht. 1 : 100.

„ 6. Ventralauswuchs eines Pflegtieres von *D. indicum* n. sp. mit weiter entwickeltem Geschlechtssproß. Profilansicht. 1 : 100.

„ 7. Basalteil des Rückenfortsatzes einer alten Amme von *D. Gegenbauri*. 1 : 80.

„ 8. Weiter distal gelegene Partie desselben. 1 : 80.

(In Fig. 8 und 9 sind die Lateralknospen mit grünem, die Median- und Ersatzknospen mit blauem und die Wanderknospen mit violettem Ton angegeben.)

Neumann del. Lith. Anst.

Taf. VIII.

1 u. 2. *Dol. denticulatum*; 3, 5, 7 u. 8. *Dol. Gegenbauri*; 4. *Dol. Mülleri*; 6. *Dol. indicum*.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XIX.

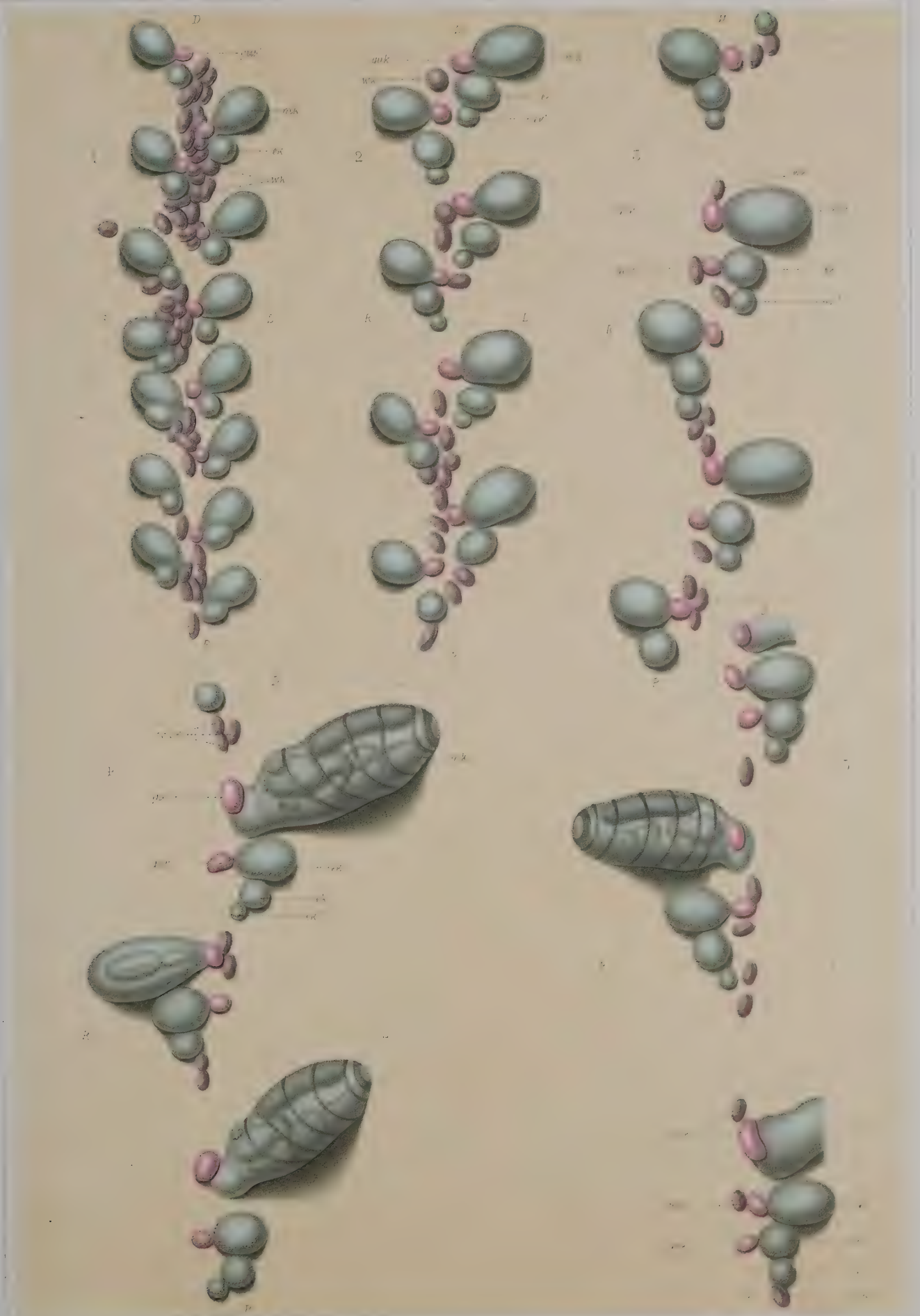
(Tafel IX.)

Tafel XIX.

(Tafel IX.)

Fig. 1—5. Distalwärts aufeinander folgende Partien des Rückenfortsatzes einer alten Amme von *D. Gegenbauri.* 1 : 80.

(Die Median- und Ersatzknospen sind mit blauem, die Geschlechtsurknospen mit rotem, die Wanderknospen mit violettem Ton angegeben.)



Neumann del.

Taf. IX.
Dol. Gegenbauri.

Lith. Anst. v. Gustav Fischer in Jena

Tafel XX.

(Tafel X.)

Tafel XX.

(Tafel X.)

Fig. 1. Junge, unlängst fixierte Geschlechtstierknospe von *D. denticulatum.* Profilansicht. 1 : 350.

„ 2. Junge, unlängst fixierte Median-(Pflegtier-)Knospe von *D. denticulatum.* Profilansicht. 1 : 350.

„ 3. Dieselbe, von der Dorsalseite gesehen. 1 : 350.

„ 4. Aeltere Median-(Pflegtier-)Knospe von *D. denticulatum.* 1 : 350.

„ 5 und 6. Weitere Entwickelungsstadien von Geschlechtstieren von *D. denticulatum.* 1 : 250.

„ 7. Mediansproß (junges Pflegtier) von *D. Gegenbauri.* 1 : 160.

„ 8. Aelterer Mediansproß (junges Pflegtier) von *D. Gegenbauri.* 1 : 100.

„ 9. Mittlerer frontaler (horizontaler) Längsschnitt durch das Fig. 5 dargestellte Stadium. 1 : 350.

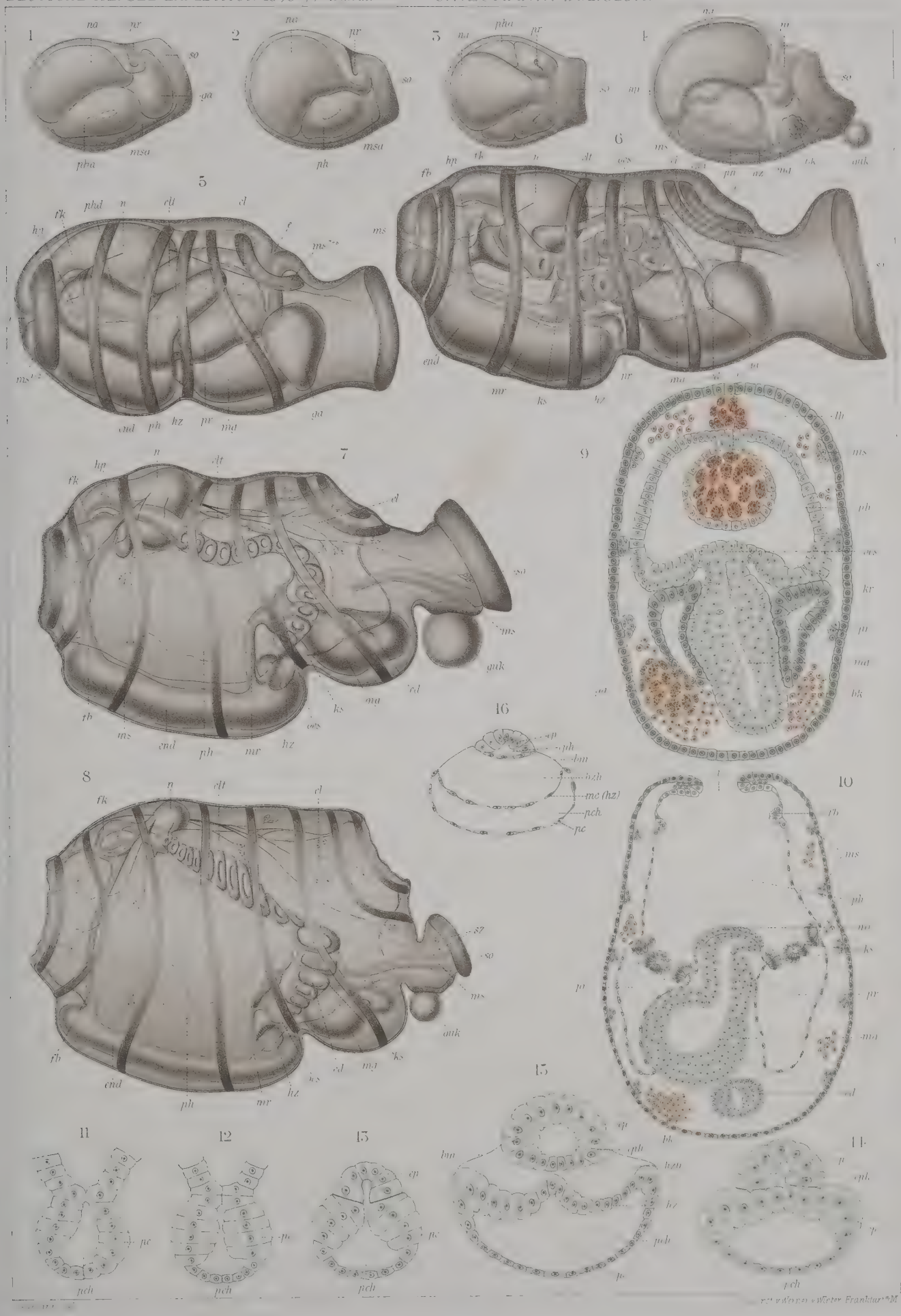
„ 10. Mittlerer frontaler Längsschnitt durch ein Geschlechtstier von *D. denticulatum*, welches etwa dem Fig. 7 dargestellten Pflegtier von *D. Gegenbauri* entspricht. 1 : 250.

„ 11—16. Schnitte durch aufeinander folgende Entwickelungsstadien des Herzens. 1 : 800.

„ 11—15. Nach Lateralsprossen von *D. Gegenbauri.*

„ 16. Nach einem jungen Geschlechtstier von *D. denticulatum.*

In Fig. 9 und 10 ist das von außen eingestülpte Ektoderm dunkler gehalten als das dem Stolo entstammende.



Taf. X.

1-6, 9, 10, 16. Doliolum denticulatum; 7, 8, 11-15. Dol. Gegenbauri.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XXI.

(Tafel XI.)

Tafel XXI.

(Tafel XI.)

Fig. 1. Querschnitt durch eine eben von der Geschlechtsurknospe abgeschnürte Geschlechtsknospe von *D. denticulatum*, in welcher die Verlagerung der Stränge noch nicht vollzogen ist. 1:800.

„ 2—4. Querschnittsserie durch ein Taf. XX, Fig. 1 dargestelltes Stadium einer eben fixierten Geschlechtsknospe von *D. denticulatum*. 1:350.

„ 5—9. Querschnittsserie durch ein etwas älteres Stadium einer Geschlechtsknospe, welche Fig. 13 im sagittalen (dorsoventralen) Längsschnitt dargestellt ist. 1:350.

„ 10 und 11. Querschnitte durch das Taf. XX, Fig. 4 dargestellte Stadium einer Medianknospe von *D. denticulatum*. 1:350.

„ 12. Querschnitt durch den vorderen Abschnitt einer Lateralknospe von *D. denticulatum*, welche Taf. XXII, Fig. 1 abgebildet ist. 1:350.

„ 13. Sagittaler (dorsoventraler) Längsschnitt durch eine junge Geschlechtsknospe, von welcher in Fig. 5—9 Querschnitte dargestellt sind. 1:350.

„ 14—17. Querschnittsserie durch das Taf. XX, Fig. 5 dargestellte Stadium einer Geschlechtsknospe von *D. denticulatum*. 1:350.

„ 18—21. Querschnittsserie durch das Taf. XX, Fig. 6 dargestellte Stadium eines Geschlechtssprosses von *D. denticulatum*. 1:350.

„ 22. Querschnitt durch einen etwas älteren Geschlechtssproß von *D. denticulatum*, um die Bildung der Kiemenspalten zu zeigen. 1:350.

Das von außen eingestülpte Ektoderm ist dunkler gehalten als das dem Stolo entstammende.

Neumann del. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Taf. XI.
Doliolum denticulatum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XXII.

(Tafel XII.)

Tafel XXII.

(Tafel XII.)

Fig. 1—3. Aufeinander folgende Entwickelungsstadien von Lateralsprossen von *D. denticulatum*. 1 : 350.

„ 4—6. Weitere Entwickelungsstadien von Lateralsprossen von *D. Gegenbauri*.

„ 4 und 5. 1 : 200.

„ 6. 1 : 130.

„ 7. Aelterer Mediansproß von *D. denticulatum*. 1 : 160.

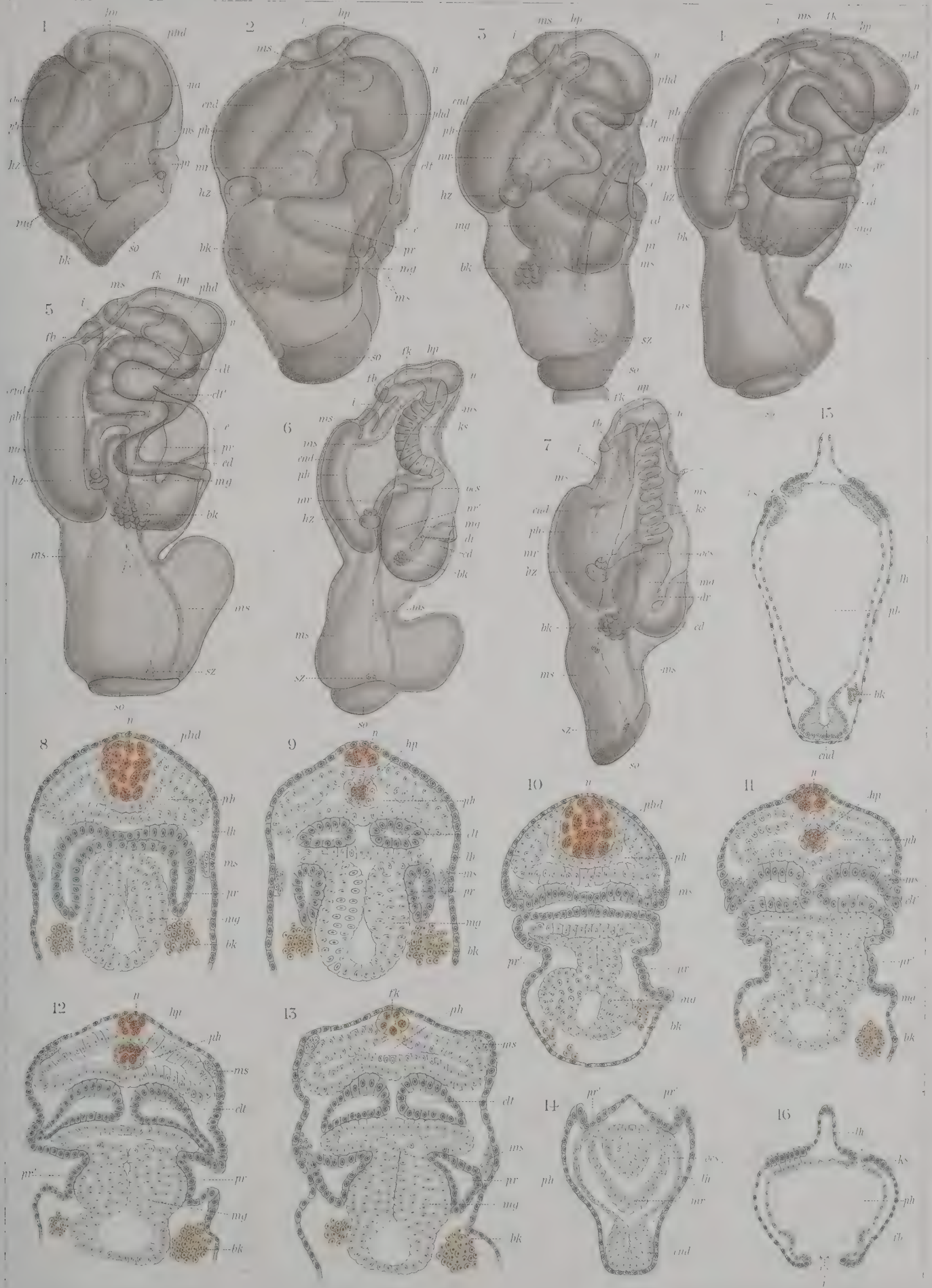
„ 8 und 9. Frontale (horizontale) Längsschnitte durch einen Lateralsproß von *D. Gegenbauri*, welcher dem Fig. 4 dargestellten etwa entspricht. 1 : 350.

„ 10—13. Frontale Längsschnitte durch den Fig. 5 dargestellten Lateralsproß von *D. Gegenbauri*. 1 : 350.

„ 14. Querschnitt durch einen etwas älteren Lateralsproß von *D. Gegenbauri*, auf der Höhe des Oesophagus geführt. 1 : 250.

„ 15 und 16. Querschnitte durch einen noch älteren Lateralsproß von *D. Gegenbauri*, welcher etwa dem Fig. 6 gezeichneten entspricht. 1 : 250.

In Fig. 8—15 ist das von außen eingestülpte Ektoderm dunkler gehalten als das dem Stolo entstammende.



Neumann del. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Taf. XII.

1-3, 7. Dol. denticulatum; 4-6, 8-16. Dol. Gegenbauri.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XXIII.

(Tafel XIII.)

Tafel XXIII.

(Tafel XIII.)

Fig. 1. Schnitt durch das Ovarium eines jungen Geschlechtstieres von *D. denticulatum*. 1 : 250.

„ 2. Schnitt durch das Ovarium eines entwickelten Geschlechtstieres von *D. denticulatum*. 1 : 50.

„ 3. Schnitt durch ein Ei, welches zahlreiche Testazellen aufgenommen hat. (*D. denticulatum*.) 1 : 350.

„ 4. Schnitt durch ein junges Ei, in welches eben die ersten Testazellen eingetreten sind. (*D. denticulatum*.) 1 : 350.

„ 5. Schnitt durch ein altes Ei. (*D. denticulatum*.) 1 : 350.

„ 6. Schnitt durch ein bereits aus dem Ovar ausgestoßenes Ei. (*D. denticulatum*.) 1 : 350.

„ 7. Kieme von *D. indicum* nov. sp. 1 : 25.

„ 8. Darmtraktus und Geschlechtsorgane von *D. Valdiviae* nov. sp., von oben. 1 : 20.

„ 9. Ganglion mit Flimmerapparat von *D. Chuni* nov. sp. 1 : 30.

„ 10. Darmtraktus und Geschlechtsorgane von *D. Chuni* nov. sp., von oben. 1 : 20.

Neumann del. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Taf. XIII.

1-6. Dol. denticulatum; 7. Dol. indicum; 8. Dol. Valdiviae; 9 u. 10. Dol. Chuni.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

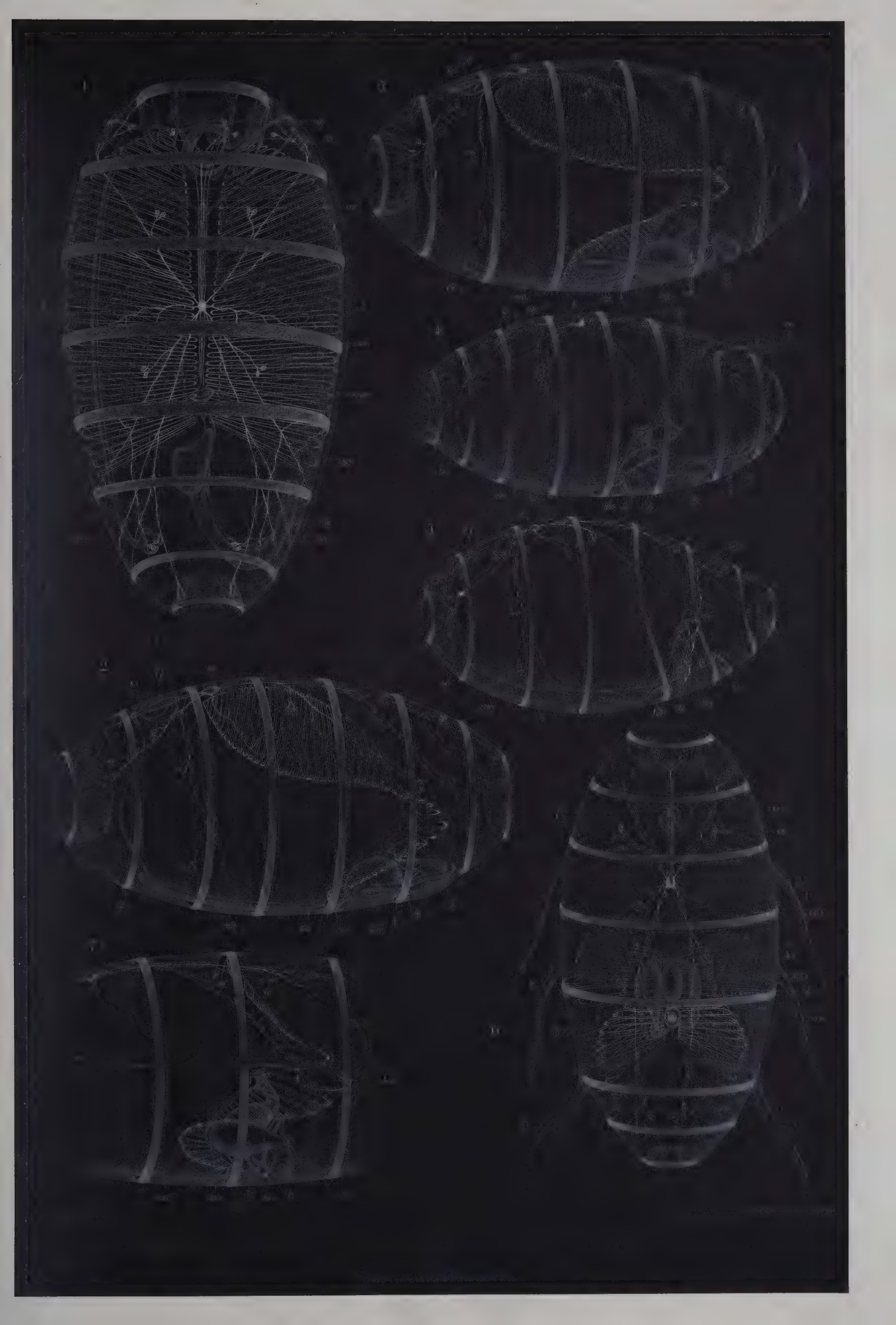
Tafel XXIV.

(Tafel XIV.)

Tafel XXIV.

(Tafel XIV.)

Fig. 1. Geschlechtstier von *D. denticulatum*, von oben. 1 : 15.
„ 2. Geschlechtstier von *D. Valdiviae* nov. sp. 1 : 16.
„ 3. Geschlechtstier von *D. Chuni* nov. sp. 1 : 16.
„ 4. Amme von *D. rarum*. 1 : 20.
„ 5. Geschlechtstier von *D. indicum* nov. sp. 1 : 20.
„ 6. Geschlechtstier von *D. Krohni*, von oben. 1 : 20.
„ 7. Geschlechtstier von *D. Krohni*, von der Seite. 1 : 20.



DEUTSCHE TIEFSEE-EXPEDITION.

Reiseweg der „Valdivia"

vom 1. August 1898 bis zum 1. Mai 1899.

Zeichenerklärung.

(15) Stationen
3920 Tiefen in Metern
Datum
Reiseweg

Dol. rarum. Dol. Valdiviae.
Dol. indicum. Dol. Tritonis.
Dol. intermedium. Dol. Chuni.
Dol. Mülleri. Dol. Nationalis.
Dol. Krohni. Dol. denticulatum.
Dol. Gegenbauri. Ammen; wenn zugleich andere Arten mit erbeutet wurden, sind die Ammen nicht besonders vermerkt.

Südlichster Ort: 64°14,3 s. Br. 54°31,4 ö. L.

Verlag von Gustav Fischer, Jena. P. Weise, Lith., Jena.

LIBRARY
FISH & WILDLIFE SERVICE
PACIFIC OCEANIC FISHERY
INVESTIGATIONS

Salpen

der deutschen Tiefsee-Expedition.

Von

Dr. C. Apstein,
Kiel.

Mit Tafel XXVI—XXXII [I—VII] und 15 Abbildungen im Text.

Eingegangen den 1. November 1905.

C. Chun.

Das reiche Material an Salpen der deutschen Tiefsee-Expedition wurde mir von Herrn Prof. Chun zur Bearbeitung übergeben. Bisher war nur der Atlantische Ocean genauer durchforscht, während wir über den Indischen Ocean nur ganz oberflächliche Kenntnisse hatten. Durch unsere Expedition haben wir aber auch über letzteren Ocean genaueren Aufschluß erhalten. Da sich unter dem Materiale keine neuen Arten fanden — trotzdem ergab das Material mancherlei Erweiterungen unserer systematischen Kenntnisse — liegt der Schwerpunkt der Arbeit in der Darstellung der Verbreitung und Verteilung der Salpen.

Kiel, 31. Oktober 1905.

I. Systematik.

Cyclosalpa.

1. *Cyclosalpa pinnata* Forsk.

Wie ich schon in meiner Arbeit über die Salpen von Amboina (1c, S. 650) erwähnte, halte ich ebenso wie Traustedt (7) die von Lesson (4, S. 95) beschriebene *Salpa proboscidalis* (Biphore à trompe) für identisch mit *C. pinnata*. Auch bei Exemplaren, die während der Tiefsee-Expedition gefunden wurden, waren mehrere mit dem langen Anhange versehen, durch den die Individuen in der Kette miteinander verbunden sind. Meist ist der Anhang kürzer und breiter.

2. *C. affinis* Cham.

war in beiden Generationen vertreten, die keine Besonderheiten zeigten.

3. *C. virgula* Vogt.

Taf. XXVI [I], Fig. 1, 2.

Die Art war bisher nur aus dem Mittelmeer bekannt, von der deutschen Tiefsee-Expedition ist sie auch im Atlantischen wie Indischen Ocean gefunden worden, und zwar in beiden Generationen, wenn auch nur in wenigen Exemplaren. In meiner Arbeit über die Salpen der Plankton-Expedition (1a, S. 5) konnte ich die gregate Form genau beschreiben und abbilden.

Die solitäre Form wurde, wie gesagt, auch von uns erbeutet, die Exemplare waren aber klein und nicht gut erhalten, so daß ich für die Beschreibung Exemplare verwende, die Herr Dr. WEBER in Genf mir freundlichst aus seinem in Villafranca gesammelten Material überließ. Das größte Individuum war 11 cm lang. Eigenartig bei dieser Form ist die Anordnung der Muskeln, da sich sowohl auf der Rücken- als Bauchseite Längsmuskeln finden. Der 5. Muskel entspringt auf der Rückenseite, geht nach dem Bauche herum und biegt dicht am Endostyl nach vorn um, bis er senkrecht unter dem Nervenknoten wieder nach dem Rücken geht und so den ersten Muskel bildet; neben dem Nervenknoten biegt er dann wieder dicht neben der Mittellinie des Rückens nach hinten um, läuft an dem 5. Muskel vorbei und geht als 6. Muskel nach der Bauchseite. So ist der 1. mit 5. und 6. Muskel zusammen mit den beiden Längsmuskeln zu einem mehr als einen Ring bildenden Muskelstreifen verschmolzen. Zwischen dem 1. und 5. Muskel liegen 3 Muskeln (2—4), welche aber die Längsmuskeln nicht berühren. Ein 7. Muskel findet sich, der weder die Mittellinie des Rückens noch Bauches erreicht.

Um Einströmungs- und Kloakenöffnung, die terminal liegen, findet sich je ein System größerer und kleinerer Muskeln.

An jeder Seite zieht sich zwischen 1. und 6. Muskel ein zartes Seitenorgan hin.

Der Darm (Fig. 2 *n*) trägt 2 Blindsäcke und zieht sich in dem Kiemenrohre bis fast zu dem Nervenknoten hin. Der Nervenknoten trägt ein hufeisenförmiges Augenpigment.

Der Stolo (Fig. 2 *st*) war in dem gezeichneten Exemplar noch ganz gering ausgebildet. Bei einem größeren Individuum war er S-förmig gebogen und erstreckte sich bis fast zum Vorderende des Endostyls.

4. *C. floridana* APSTEIN.

Taf. XXVI [I], Fig. 3, 3a, b, c, d.

Diese Art fand sich an 7 Stationen im vorliegenden Material, darunter zweimal Ringketten in schöner Erhaltung. Die Muskulatur hatte ich früher (1a, S. 10) nach einem Exemplar beschrieben, das zu einer ganz jungen, vor kurzem vom Stolo abgelösten Kette gehörte, da die größeren Exemplare ihrer Zartheit wegen meist so zusammengefallen waren, daß die Muskulatur schlecht zu erkennen war. Ich bin jetzt in der Lage, die Muskulatur erwachsener Exemplare beschreiben zu können (Fig. 3). Hinter dem Nervenknoten verläuft der erste Muskel, der nach hinten ausgebuchtet ist, auf der Bauchseite erstreckt er sich fast bis zum Endostyl. An ihn setzt sich meist auf der linken Seite ein zweiter Muskel an. Dieser Muskel findet sich nur einseitig ausgebildet, bei manchen Exemplaren auf der linken Seite, bei anderen auf der rechten. Es zeigen sich hier wieder dieselben Verhältnisse, wie ich sie früher bei *S. virgula* (1a, S. 8) beschrieb, daß die Individuen in der Kette „enantiomorph" sind. Weiter hinten folgt der 3. und 4. Muskel, die auf dem Rücken miteinander verschmolzen sind, gegen die Seiten hin sich aber trennen. Der 3. Muskel geht bis zum Endostyl, sendet vorher aber einen Ast nach vorn, der sich mit dem ventralen Ende des 1. Muskels vereinigt. Der 4. Muskel verläuft ebenfalls bis zum Endostyl, schickt aber auch einen Ast ab, der nach der Mittellinie geht.

Die Muskulatur der Einströmungsöffnung konnte ich trotz Färbung nicht genau erkennen. Ein sehr kräftiger Muskel, der nur auf der Bauchseite unterbrochen ist, umgiebt sie, und ist

sowohl auf dem Rücken als auf dem Bauche mit dem 1. Körpermuskel verbunden. Um die Kloakenöffnung findet sich ein System feiner Muskeln.

Der Embryo liegt auf der rechten Seite unter dem 3. Muskel.

Der Darm (Fig. 3a) ist ähnlich wie bei *S. virgula* (1a, Fig. III, S. 5) ausgebildet, jedoch ist das Darmrohr mehr gekrümmt, so daß es fast kreisförmig ist und daher Mund und After dicht bei einander liegen (Fig. 3a). Am Ende des ersten Drittels setzt sich an den Darm ein weiter, in einem Körperanhange liegender Blindsack an (Fig. 3a, 3b *nb*), der nach hinten gerichtet ist. Der After (Fig. 3d *an*) stellt einen Querspalt dar, dessen Ränder verdickt sind, augenscheinlich um einen Verschluß des Afters zu bewirken.

Da, wo der Blindsack vom Darm abgeht, setzt sich ein deutlich wahrnehmbares Gefäß an den Darm an (Fig. 3a *v* und 3b *v*), das quer zu dem anderen Darmschenkel hinübergeht, in der Mitte etwas verdickt ist, sich dann in zwei größere Aeste teilt, von denen jeder sich wieder mehrmals spaltet und den Darm eine Strecke weit umfaßt, und dann in denselben einzudringen scheint (Fig. 3c). Weiter ließ sich das Gefäß nicht verfolgen.

Der Hoden ist langgestreckt und liegt wie bei *S. virgula* in einem Fortsatze des Mantels (Fig. 3a *t*). Sein Ausführgang (*vd*) mündet neben dem After (Fig. 3a und 3d).

Nervenknoten, Flimmergrube ist früher (1a, Taf. II, Fig. 5, 6) richtig gezeichnet.

Die Länge der Tiere schwankte zwischen 8 und 20 mm.

Die Ketten bestanden aus 7 und 9 Individuen.

Solitäre Form. Auch diese war in dem Material vertreten. Ich muß Ritter (6b, S. 59) recht geben, daß der früher von mir als Muskel 1 bezeichnete Muskel (1a, Taf. II, Fig. 3) zu der Mundmuskulatur gehört, so daß diese Salpe nur 9 statt 10 Körpermuskeln besitzt.

Salpa.

5. *Salpa cylindrica* Cuv.

Taf. XXVI [I], Fig. 7, 7a.

Diese Salpe wurde an zahlreicheren Stationen sowohl in gregater als solitärer Form gefangen. Letztere zeigte auf den Muskeln und am Vorder- und Hinterende des Mantels ganz gleichmäßig verteiltes Pigment von blauer Farbe. Die 4 ersten Muskeln trugen auf der Rückenseite 4, die übrigen Muskeln 2, auf der Bauchseite alle Muskeln 2 Pigmentflecken (Fig. 4) von ovaler Form (Fig. 4a). Der Stolo war vollkommen blau gefärbt, ebenso der Nucleus (Station 42). Ob diese Färbung stets in gleicher Anordnung vorhanden ist, kann ich nicht sagen, da die Pigmente nur am lebenden Tier zu sehen sind. An anderen Stationen habe ich lebende Tiere nicht untersucht. Bei der gregaten Form fand ich den Nucleus braun gefärbt.

6. *S. maxima* Forsk.

wurde nur in wenigen Exemplaren gefangen, wurde aber häufig in der Straße von Gibraltar und östlich davon beobachtet.

7. *S. fusiformis* Cuv.

wurde in zahlreichen typischen Exemplaren gefangen.

8. *S. fusiformis* forma *echinata* (HERDMAN).

Taf. XXVI [I], Fig. 4—6.

Unter den zahlreichen Exemplaren von *S. fusiformis* fand sich eine große Anzahl, welche sich von den typischen *S. fusiformis* gar nicht in der Anordnung der Muskulatur unterschied, die ich aber der Zähnelung des Mantels wegen als forma *echinata* unterscheiden möchte. In einer neuen Arbeit von RITTER (6b, S. 67 ff.) wird diese Salpe ebenfalls nur als „forma" von *S. fusiformis* angeführt. In einer früheren Arbeit (1a, S. 14) hatte ich nachgewiesen, daß die solitäre Form der *S. fusiformis* und *echinata* sich nur durch die Zähnelung des Mantels unterscheidet, daß namentlich die Anordnung des 8. und 9. Muskels, die den Unterschied zwischen beiden Arten bilden sollten, Schwankungen unterworfen ist. Dann konnte ich junge Individuen vom Stolo vergleichen, die ebenfalls keine Unterschiede ergaben. Ich erwähnte dann später (1b) erwachsene Geschlechtstiere, die genau wie *S. fusiformis* gebaut waren, aber auf ihrem Mantel die eigentümlichen Zackenreihen trugen. Durch Untersuchung des Materials der deutschen Tiefsee-Expedition bin ich dahin gekommen, die *S. echinata* nur als eine „forma" der *S. fusiformis* zu bezeichnen. Ich fand zahlreiche Individuen, die wie *fusiformis* gebaut sind, aber die Zackenreihen tragen wie *echinata*. BROOKS (2) hält *S. echinata* direkt für *fusiformis*, da Zähnelung des Mantels auch bei anderen Salpen vorkommt.

Geschlechtsform (Fig. 5, 6). Bei jüngeren Individuen von 11 mm Länge waren die Zacken ganz prächtig ausgebildet. Sieht man die Salpe vom Rücken, so zog sich auf einer Seite eine Zackenreihe, die ganz vorn doppelt war, von dem Vorderende des Mantels bis zum 6. Muskel hin, auf der anderen Seite eine ebensolche Reihe vom 1. Muskel bis zum Hinterende, wo die Zacken wiederum eine doppelte Reihe bildeten. In Fig. 6 sind die Zackenreihen stärker vergrößert dargestellt. Sie sind teils einfach dreieckig, teils erheben sich die Spitzen auf einer rundlichen Basis, immer aber sind in den Spitzen die Zellen des Mantels dicht gedrängt.

Bei älteren Individuen, von 26 mm Länge, war die Zähnelung weniger gut ausgebildet, also wohl mit der Zeit verloren gegangen. Meist nur am Hinterende fanden sich weit stehend niedrige Zacken.

Die solitäre Salpe (Fig. 6) zeigt die Zähnelung, wie sie HERDMAN (3) beschreibt und abbildet. Der Mantel verdickt sich stark über dem Nucleus, so daß er hier knorpelige Konsistenz hat. Ueber diesen verdickten Teil läuft eine Zackenreihe, die sich vor dem Nucleus in zwei Reihen trennt, wie namentlich an den beiden Querschnitten a, b von Fig. 6 zu sehen ist. Ferner laufen an den Seiten je 3 Zackenreihen hin, die erste von der Verdickung über dem Nucleus bis vorn zu dem 4. Muskel, dann zwei Reihen über die ganze Länge der Salpe hin, die am hinteren Ende einfach, weiter nach vorn aber doppelt sind.

Unter dem Material befinden sich Exemplare bis 75 mm Länge.

9. *S. amboinensis* APSTEIN.

Taf. XXVII [II], Fig. 8—14.

Unter dem Materiale befand sich eine Anzahl solitärer Salpen, größere Exemplare, die aber meist sehr stark zusammengefallen waren. Ich erkannte in ihnen die solitäre Form von *S. amboinensis*, die ich vor kurzem nach den Sammlungen von BEDOT und PICTET von Amboina beschrieb. Die Individuen zeigen mancherlei kleine Abweichungen.

Solitäre Form. Ich fand bei ihr 10—13 Muskeln. Meist waren 13 Muskeln vorhanden, bei anderen Individuen 10, 11 und 12 und bisweilen so, daß, während die linke Seite 11, die rechte nur 10 Muskeln besaß. Das kommt dadurch zu stande, daß eventuell einige oder alle Muskeln miteinander verschmelzen, d. h. daß aus einem Muskel Faserbündel in den anderen übergehen (Fig. 13 und 14). So sehen wir z. B., daß Muskelbündel des 5. linken Muskels in den 4. und 5. Muskel der rechten Seite hineinlaufen, wie das Fig. 14 zeigt. Ebenso kann das bei den übrigen Muskeln der Fall sein, meist aber mit Ausnahme des 1. bis 4. Ich hatte diese Verhältnisse schon kurz in meiner oben genannten Arbeit (1c) auseinandergesetzt. In einem anderen Falle fand ich auf der rechten Seite 11, auf der linken 12 Muskeln. Bei den meisten Exemplaren waren aber, wie gesagt, 12 oder 13 Muskeln vorhanden. Bei einem Individuum mit 13 Muskeln (Fig. 10), lagen der 1. bis 4. Muskel auf dem Rücken aneinander, der 5. bis 11. liefen miteinander parallel, und 12. und 13. stießen wieder aneinander. Der 1. bis 4. Muskel waren vollkommene Rundmuskeln, der 5. bis 8. liefen nicht ganz bis zur Mittellinie auf der Bauchseite und die weiter hinten gelegenen Muskeln blieben immer kürzer (Fig. 11), so daß der 13. nur ungefähr die dorsale Hälfte des Körpers umspannte. Trotz dieser Verschiedenheiten in der Muskulatur möchte ich doch alle Exemplare zu dieser Art stellen, da in der Anordnung der Muskeln fast jedes Exemplar seine Besonderheiten zeigte, im übrigen aber keine Unterschiede vorhanden waren.

Der Nervenknoten trug das Auge mit hufeisenförmigem Pigment (Fig. 12).

Der Darm (Fig. 9 *n*) besitzt 2 Blindsäcke, von denen der eine seitlich, der andere nach hinten gerichtet ist.

Die Größe der Individuen schwankte zwischen 21—46 mm, während die größten früher von mir gemessenen nur bis 28 mm lang waren.

Stolo. Einige Exemplare trugen einen Stolo mit größeren Individuen. Ein 2,3 mm langes ist in Fig. 8a abgebildet und zeigt dieselbe Anordnung der Muskulatur wie Fig. 8, die typische *S. amboinensis*.

10. *S. punctata* Forsk.

Taf. XXVIII [III], Fig. 15—17.

Diese Salpe ist zwar nicht in dem Materiale der deutschen Tiefsee-Expedition vorhanden, mehrmals war ich aber in Zweifel, ob nicht diese Salpe vorlag. Dieses lag daran, daß bisher keine gute Figur dieser Salpe publiziert ist, die Figur von Voigt (8) ist sehr skizzenhaft und die von Forskal auch nur der Gestalt nach zu erkennen.

Ich erhielt durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. Weber in Genf einige schöne Exemplare der solitären Form, konnte ferner beide Formen in Neapel lebend studieren, die solitäre allerdings nur als Embryonen, während ich die gregate Form früher aus dem Berliner Museum (1b) in guten Exemplaren gesehen und abgebildet hatte.

Solitäre Form (Fig. 16, 17). Das größte Exemplar maß 55 mm. 10 quer verlaufende Körpermuskeln waren vorhanden, von denen der 2. bis 8. sehr breit waren. Der 1. ist auf dem Rücken schmal, auf der Bauchseite breiter, auf ersterem weiter nach hinten gelegen, auf letzterer weit nach vorn gerückt. Direkt am 1. Muskel liegt der Nervenknoten, wie ich dieses Verhalten vor kurzem im Gegensatz zu *S. amboinensis* (1c) hervorgehoben habe. Das Auf-

fälligste an dieser Salpe sind aber Längsmuskeln, die bisher kein Beobachter erwähnt hat. Unter dem 1. Muskel, ungefähr am Winkel der Einflußöffnung — ob in Verbindung mit der dort gelegenen Mundmuskulatur, vermag ich nicht zu sagen — entspringt ein Muskel, der sich zwischen 1. und 2. Quermuskel teilt und nun in 2 Aesten an der Seite des Tieres unter den Quermuskeln hinzieht. Der dorsale Ast reicht über den 8. Quermuskel, der ventrale über den 4. Quermuskel hinaus. Ein kurzer Längsmuskel verläuft jederseits in kleinem Abstande von der Flimmergrube zwischen dem einen Muskel der Einflußöffnung und dem 1. Körpermuskel. Genau dieselben Verhältnisse zeigte der in Neapel untersuchte Embryo (Fig. 16).

Wegen der gregaten Form verweise ich auf meine Salpen des Berliner Museums, füge aber noch einmal die Figur (Fig. 15) bei.

S. punctata gehört zu den wenigen Salpen, bei denen in der solitären Form Längsmuskeln vorhanden sind.

11. *S. hexagona* QUOY et GAIMARD

wurde nur wenig gefangen und zeigte keine Besonderheiten.

12. *S. Picteti* sol. APST.

Taf. XXVIII [III], Fig. 18, 18a.

Von Amboina hatte ich diese solitäre Salpe mit 21 Muskeln beschrieben. Auf der Tiefsee-Expedition ist eine Salpe mit 26 Körpermuskeln gefangen worden, die in nichts als in der Anzahl der Muskeln von *Picteti* abweicht. Ein zweites, allerdings sehr zerfetztes Exemplar, mit dem Trawl beim Einholen gefangen, schien auch 26 Muskeln zu haben, jedoch bin ich über die Zahl bei letzterem Exemplar nicht ganz sicher. Während bei dem früher als *Picteti* beschriebenen Individuum die Muskeln 8—13 durch Muskelbündel miteinander anastomosierten, waren die Muskeln bei den beiden auf der Tiefsee-Expedition gefangenen Individuen dichtstehend, aber nicht miteinander vereinigt. Ich möchte aber auch hier ebensowenig darin einen Unterschied sehen, da diese Verhältnisse doch auch bei anderen Salpen schwankend sind, wie z. B. bei *amboinensis*. Außerdem fand ich auch bei einem Exemplar von *S. mucronata*, daß 2 Muskeln durch Hinüberlaufen von Muskelbündeln miteinander verknüpft waren.

Der Darm (Fig. 18a *n*) trägt die beiden früher erwähnten Blindsäcke, von denen namentlich der der linken Seite weit nach vorn ragt, während der nach hinten gerichtete kürzer ist.

Leider waren die Individuen am Stolo noch zu jung, so daß die zugehörige Kettensalpe noch nicht bekannt ist.

Die beiden Exemplare waren 40 und 62 mm lang, während das von Amboina 53 mm maß.

13. *S. rostrata* TRAUSTEDT und
14. *S. asymmetrica* FOWLER

wurden nur an wenigen Stationen gefangen.

15. *S. mucronata* FORSK.

Taf. XXVIII [III], Fig. 19—22; Taf. XXIX [IV], Fig. 23—24.

Die zahlreichen Exemplare in dem vorliegenden Materiale zeigten keine Abweichungen im Bau, nur der Mantel zeigte einige Eigentümlichkeiten, wie solche auch in ähnlicher Art von

Herdman (3) schon erwähnt werden. Der Mantel zeigte oft eine feine Zähnelung, so fein, daß sie hin und wieder erst zu sehen war, wenn die Individuen nicht von Flüssigkeit bedeckt waren. Meist fand sich die Zähnelung bei der solitären Form und bei dieser vornehmlich an den Anhängen des Hinterendes. Aber auch bei der gregaten Form kam sie vor. Sehr eigentümlich waren einige nur 2 mm lange Individuen ausgestattet. Die Spitze, die sich über dem Nucleus erhebt, war in einen langen dicken Fortsatz ausgezogen. Dieser Fortsatz, sowie der ganze Mantel war mit Zacken bedeckt, die an den verschiedenen Stellen etwas abweichende Form hatten. Am Vorderende (Fig. 20c, 21c) waren sie annähernd dreieckig, am Hinterende (Fig. 20a, 21a) waren sie mehr geschweift und an dem Endanhange (Fig. 20b, 21b) waren sie gesägt. In der Spitze jeder Zacke fand sich eine kleine runde Zelle. Bei einem 5 mm langen Individuum waren die Zellen in den Zackenspitzen mehr birnförmig gestaltet, wie Drüsenzellen (Fig. 22).

Mehrmals kamen auch Exemplare zur Beobachtung, die stark pigmentiert waren, wie Herdman (3) es auch schon abbildet. Die oben erwähnten Exemplare zeigten die Pigmentierung sehr schön (Fig. 20).

Einige Exemplare zeigten Zackenreihen, die ganz regelmäßig über dem Mantel hinliefen (Fig. 19) und durch welche das Tier ein kantiges Aussehen erhielt und ganz den Figuren gleicht, die Quoy und Gaimard (5a) abbilden und *pyramidalis* nennen und andermal in Kette als *rhomboideus* bezeichnen (5b).

Verschmelzungen von Muskeln fand ich bei der solitären Form. Die Muskeln sind aus einzelnen Bändern zusammengesetzt (Fig. 23), die meist durch den ganzen Muskel verlaufen. Ich fand aber Exemplare, bei denen Muskelbänder aus einem Muskel in den anderen eintraten, wie Fig. 24 zeigt, wo 5. und 6. Muskel bei einem 12 mm langen Individuum miteinander verbunden sind.

16. *S. flagellifera* (Traustedt).

Syn.: *S. longicauda* Q. et G. (5b).

An einigen Stationen wurde diese Salpe in großen Mengen gefangen. Zwischen Station 86 und 87 wurde eine Anhäufung getroffen, und auch auf Station 87 war sie noch sehr zahlreich auch war sie die einzige Salpe, die hier vorkam.

Das Material bestand fast nur aus der solitären Form, die an ihren 6 Muskeln, von denen der 2. bis 5. ringförmig um den Körper laufen, leicht zu erkennen ist. Ohne die Anhänge maßen die Salpen bis 14 mm. Des abweichenden Baues der Muskulatur und des Nervenknotens wegen betrachtete ich schon früher *S. flagellifera* als eigene Art (1b), während Traustedt (7) sie nur als Varietät von *mucronata* auffaßt, vornehmlich wohl, weil ältere Stoloindividuen sich in nichts von *S. mucronata* unterschieden.

Auf Station 87 fanden sich zwischen der solitären *S. flagellifera* zahlreichere Individuen der gregaten Form, die *S. mucronata* zu sein schienen. Weder die Muskulatur, noch der Nervenknoten, noch das Augenpigment sprachen dagegen. Die solitären *S. mucronata* fehlten aber ganz.

Die Untersuchung von Stoloindividuen der *S. flagellifera* zeigte, daß erstere ganz wie *S. mucronata* gebaut waren, umgekehrt fand ich aber auch 7 mm lange gregate Formen mit 4 mm langen Embryonen, und letztere waren unzweifelhaft als *S. flagellifera* zu erkennen.

Ein längeres Studium der Formen zeigte keine Unterschiede der gefundenen gregaten Form von *mucronata* greg., nur die Zusammensetzung der Körpermuskeln aus einzelnen Bändern zeigte Unterschiede.

Fig. 23 zeigt ein herausgeschnittenes Stück eines Muskels von *S. mucronata* greg., wie es bei 140-facher Vergrößerung erscheint. Deutlich ist zu sehen, wie der Muskel aus 3 getrennten Bändern besteht.

Ich untersuchte die Muskeln und fand für typische *S. mucronata* forma gregata 4 breite Körpermuskeln, von denen die 3 ersten auf dem Rücken zusammenhängen. Mit dem 4. Muskel hängt ein 5. schmaler Muskel zusammen, der nach dem Hinterende geht. Die Muskeln enthielten Muskelbänder in folgender Zahl:

Muskel 1	5	5	5	5	5	5	5	6	5	} Muskelbänder
2	3	3	3	3	3	3	3	3	3, 4	
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
4	3	3	3	3	3	3	3	3	3, 4	
5	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
Fundort	deutsche Tiefsee-Expedition		Plankton-Exp.	Neapel				Villa-franca	Mittelmeer	
	Station 186	Station 207b	Station 274[1]							
	Indischer Ocean		Atlant. Ocean							
Länge des Tieres	1,5 mm	3 mm	6 mm	7 mm					13 mm	

Es zeigt sich, daß die Zahl der die Muskeln zusammensetzenden Muskelbänder fast ganz konstant ist, und zwar 5, 3, 3, 3, 2. Nur das Exemplar von Villafranca hatte im 1. Muskel 6 statt 5 Bänder, und das Mittelmeer-Exemplar zeigte Unregelmäßigkeiten, indem bei 2 Muskeln auf der linken Seite 3, auf der rechten 4 Bänder sich fanden.

Die konstanten Verhältnisse fand ich sowohl bei ganz winzigen Exemplaren von 1,5 mm, als auch bei größeren.

Anders verhielten sich die gregaten Formen, die mit *S. flagellifera* sol. gefangen wurden. Die Muskeln sind genau die gleichen, aber ich fand an Muskelbändern:

					Mittel	Schwankung
Muskel 1	10	11	8, 11	9, 8	9,75	8—11
2	6	9	6, 9	8, 9	7,75	6—9
3	8	9	8, 9	8, 9	8,5	8—9
4	5	7	5, 7	6, 7	6,1	5—7
5	2	2	2	2	2	2
Länge des Tieres	4 mm	4 mm	7 mm	8 mm		

Wir sehen hier also die Muskeln aus mehr Muskelbändern zusammengesetzt, nur der schmale 5. Muskel hat auch wie bei *S. mucronata* 2 Bänder. Bei *S. mucronata* haben die Muskeln 1—4 zusammen 14 Muskelbänder, bei dieser Salpe, die die gregate Form von *S. flagellifera* darstellen muß, im Minimum 27, im Maximum 36 Bänder.

Ich möchte also die *S. flagellifera* forma gregata so charakterisieren: Form, Anordnung der Organe wie bei *S. mucronata* f. gregata, aber die Muskeln sind aus zahlreicheren Muskelbändern zusammengesetzt, als bei *mucronata*.

1) 43,6° N. Br., 17,9° W. L.

17. *S. confoederata* Forsk.,
18. *S. zonaria* Pall.,
19. *S. Tilesii* Cuv.

wurden alle drei öfter gefangen, zeigten die für die Arten typische Anordnung der Muskeln, auch sonst nicht Abweichungen, die zu weiteren Untersuchungen hätten Anlaß geben können.

20. *S. magalhanica* Apst.

Taf. XXIX [IV], Fig. 25—27.

Südlich von Kapstadt auf dem 40. Breitengrade wurde von unserer Expedition diese Salpe gefangen, die ich zuerst in meinen Salpen der Plankton-Expedition (1 a, S. 20 ff.) beschrieben habe. Ganz besonders wertvoll war es, daß wir auch die solitäre Form erhalten haben, die ich früher nur nach jungen Embryonen beschreiben, d. h. den Verlauf der Muskeln angeben konnte.

Proles gregata (Fig. 25). Die Form dieser Salpe stimmt mit meinen früheren Angaben überein, jedoch war der Querschnitt der sehr gut konservierten Exemplare fast quadratisch, während die früher untersuchten Tiere flachgedrückt, also wohl zusammengefallen waren.

Den Verlauf der Muskeln fand ich in der gleichen Art, wie ich das früher beschrieben habe, nur möchte ich jetzt den damals als 1. Körpermuskel gedeuteten Muskel nicht mehr als solchen anerkennen, sondern ihn zu den Muskeln stellen, die die Einströmungsöffnung umgeben. Danach hätte diese Salpe 5 Körpermuskeln, von denen der 1. bis 3. den Körper ringförmig umgeben. Der 4. Muskel hat bei unseren Exemplaren genau den früher geschilderten Verlauf, indem das eine Ende am Endostyl endet, das andere in der Mittellinie auf dem Bauche mit dem 3. Muskel verschmilzt. Der 5. Muskel ist an seinem einen Ende gabelig gespalten.

Der Nucleus war im Leben braun gefärbt, sonst waren die Exemplare farblos.

Die Länge der Tiere betrug 13 mm, während die bei Puerte Pantalon gefangenen 22 mm maßen.

Proles solitaria (Fig. 26, 27). Diese Form ist fast cylindrisch oder, da der Querschnitt fast quadratisch ist, fast prismatisch zu nennen. Im großen und ganzen konnte ich früher die Muskulatur am Embryo richtig erkennen. Der 1. Körpermuskel ist sowohl auf dem Rücken als Bauch in der Mittellinie nach hinten scharf eingebogen, der 2. Muskel umgiebt gerade den Körper, der 3. Muskel ist auf Rücken und Bauch etwas nach vorn vorgewölbt, in viel stärkerem Maße ist dieses beim 4. Muskel der Fall. Der 5. Muskel ist auf dem Rücken nach hinten ausgebogen, an den Seiten aber nach vorn, so daß er den 4. Muskel berührt, auf dem Bauche gerade. Der 6. Muskel ist ringförmig, der 7. und 8. auf dem Rücken in der Mittellinie verschmolzen, auf dem Bauche weichen sie auseinander. Alle Muskeln sind ringförmig, also sowohl auf dem Rücken als auf dem Bauche vollkommen geschlossen. Um die Einströmungsöffnung verläuft ein sehr breiter Muskel, von dessen Vorderrande auf dem Rücken 2 Muskel bis zum 1. Körpermuskel verlaufen. 2 kleinere Muskeln finden sich jederseits dicht hinter dem eben genannten breiten Muskel der Einströmungsöffnung.

Der Nucleus liegt weit hinten unter dem 7. und 8. Muskel.

Der Nervenknoten (Fig. 27) trägt das Auge mit hufeisenförmigem Pigment.

Die Flimmergrube (Fig. 27) ist geschlungen.
Die Exemplare waren 18 mm lang.
Einströmungs- und Kloakenöffnung liegen terminal.

21. *S. Henseni* TRAUSTEDT.

Taf. XXIX [IV], Fig. 28, 29.

Syn.: *S. multitentaculata* Q. et G. (5b).
„ *S. verrucosa* APST. (1a).

Die gregate Form, die mehrmals von unserer Expedition erbeutet wurde, stimmt mit den auf der Plankton-Expedition gefischten Exemplaren vollkommen überein.

Forma solitaria = *S. verrucosa* APST.

Schon in meiner Arbeit über die Salpen von Amboina (1c, S. 651) konnte ich nachweisen, daß die von mir nach dem Material der Plankton-Expedition beschriebene *S. verrucosa* die solitäre Form von *S. Henseni* ist. Ich fand in dem erwähnten Material die als *verrucosa* bezeichnete Form mit einem weiter entwickelten Stolo und konnte an ihm die jungen *S. Henseni* erkennen und daselbst in Fig. 1 abbilden.

Auf unserer Expedition wurden mehrere solitäre Exemplare gefangen, darunter ein ganz prächtig erhaltenes, das in Fig. 28 nach dem Leben abgebildet ist.

Die Form ist kurz-oval, ziemlich flach, der Mantel ist sehr dick. Von der Leibeshöhle durchdringen den Mantel eine Reihe Kanäle (Fig. 28 und 29 *i*), von denen ich 23 zählte. Diese Kanäle setzen sich röhrenartig über die äußere Mantelfläche fort und werden vom Mantel mit dicken Wänden versehen (Fig. 29 *ä*). Gegen das Ende schwellen die Fortsätze an, auch der Hohlraum erweitert sich, ist aber geschlossen. Während die Salpe farblos war, sah ich in und an diesen Fortsätzen im Leben ein orange bis braunes und gelbes Pigment. Da, wo die Fortsätze die äußere Mantelfläche verlassen, wird der Hohlraum von einem orange Pigment umgeben. Oft fanden sich in der Mitte des Fortsatzes Querfalten und dann ebenfalls das orange Pigment in der dicken Wand des Fortsatzes. Der erweiterte Hohlraum am Ende war orange mit braun gefärbt, während die Wand in zartem Gelb schimmerte. Der Hohlraum schien meist leer zu sein, stellenweise fand sich eine feinkörnige Masse, deren Natur nicht erkennbar war. Am Vorder- und Hinterende fanden sich je 2 längere Fortsätze.

Die Muskulatur stimmt mit der früher beschriebenen überein.

Journal aller Vertikal-, Plankton-, Schliessnetz-, Oberflächenfänge mit Salpen und der Individuenzahl der gefischten Salpen nach Arten.

In dieses Journal habe ich alle Fänge aufgenommen, die Salpen ergeben haben. In der Tabelle bedeutet die erste Zahl bei jeder Art gregate, die zweite solitäre Form. Ein + heißt, daß die Salpe vorhanden war, mir bei der definitiven Bearbeitung aber nicht vorgelegen hat.

Ueber die angewandten Netze habe ich folgendes zu bemerken:

1) Vertikalnetze. Diese beutelförmigen Netze hatten einen Ringdurchmesser von 1,5, 2, und 2,5 m und waren bespannt mit Seidengaze No. 0, 3, 11, 15. Die Löcher in der Gaze

No. 0 hatten eine Seitenlänge von 0,45 mm, die der Gaze No. 3 von 0,3 mm, die der Gaze No. 11 von 0,09 mm und die der Gaze No. 15 von 0,076 mm. Dann wurden Vertikalnetze benutzt, die mit weitmaschigem Baumwollnetz bespannt waren; die Maschenweite betrug 10—18 mm.

Die angewandte Bezeichnung „Vert. 2 m No. 3“ heißt Vertikalnetz mit einem Durchmesser von 2 m und mit Gaze No. 3. Die Größe der Netze und die Weite der Gaze sind natürlich von bestimmendem Einfluß auf den Fang. Während die feinmaschigeren Netze z. B. *S. mucronata* zahlreich gefangen haben, konnte das weitmaschige Baumwollnetz diese Salpe nicht zurückhalten.

2) Planktonnetze sind die quantitativen Netze aus Müllergaze 20, bei der die Seitenlänge eines Loches 0,048 mm beträgt. Das große Planktonnetz hatte eine Einflußöffnung von $^1/_{10}$ qm, das mittlere von $^1/_{66}$ qm.

3) Schließnetze wurden in 2 Größen benutzt, das kleinere hatte $^1/_5$ qm Einflußöffnung. Bespannt waren sie mit weiter, mittlerer oder enger (No. 19) Gaze. Ich bezeichne in folgendem die Netze mit „gr.“ und „kl.“, um das größere oder kleinere anzudeuten, und die Gaze mit „w., m., e.“ weit, mittel, eng.

4) Die Oberflächennetze lassen unter sich und mit den anderen Netzen keinen Vergleich über die gefischten Quantitäten zu, da das Fangvolumen von der Stärke des Windes und Stromes abhängig ist (17). Verwandt wurden Netze von 50 cm Durchmesser der Eingangsöffnung mit Gaze No. 12.

Station	Netz	Tiefe m	Summe aller gefang. Salpen	*pinnata*	*affinis*	*virgula*	*floridana*	*cylindrica*	*maxima*	*fusiformis*	*fusiformis* forma *echinata*	*amboinensis*	*hexagona*	*Picteti*	*rostrata*	*asymmetrica*	*mucronata*	*flagellifera*	*confoederata*	*zonaria*	*Tilesii*	*magalhanica*	*Henseni*
14	Pl.netz gr.	200—0	1														1						
15	Oberfl.	0	8	8																			
26	Vert. 1,5, No. 15	1800—0	1 +														+						1
	Oberfl.	0	+														+						
32	Vert. 1,5, No. 15	2000—0	2								2												
34	„ 1,5, No. 3	150—0	+														+						
35	Trawl	3500—0	1								1												
37	Oberfl.	0	14														1	13					
39	Pl.netz gr.	200—0	1														1						
	Vert. 1,5, No. 3	2500—0	8							1							7						
41	Pl.netz gr.	200—0	5														5						
	Vert.	1300—0	35														20	15					
42	Oberfl.	50	148					146										2					
43	Vert.	2500—0	9														2	7					
	Pl.netz gr.	200—0	76														71	5					
44	Oberfl.	50	5					1			1				1		2						
	Vert.	3070—0	54								1						24	29					
46	„	3000—0	4	1						2	1												
	Pl.netz gr.	200—0	6														6						
49	Vert.	3500—0	51			2				40	6	3											
	Pl.netz gr.	200—0	2							1		1											
	Oberfl.	50	173													159	14						
50	Vert.	4000—0	133	2		7			68	41	9	3				3							
51	„ weit	2500—0	1								1												
52	„ „	4000—0	2									2											
53	„ „	3500—0	1						1														
54	„ 2,5, No. 3	2000—0	303							189	114												
55	„ weit	3000—0	15							15													

Station	Netz	Tiefe m	Summe aller gefang. Salpen	*pinnata*	*affinis*	*virgula*	*floridana*	*cylindrica*	*maxima*	*fusiformis*	*fusiformis* forma *echinata*	*amboinensis*	*hexagona*	*Picteti*	*rostrata*	*asymmetrica*	*mucronata*	*flagellifera*	*confoederata*	*zonaria*	*Tilesii*	*magalhanica*
55	Vert. 1,5, No. 3	1200—0	7							7												
	„ 1,5, No. 3	600—0	12				1		3	3								5				
	Pl.netz gr.	200—0	4				2	1									1					
56	Oberfl.	40	115					2	113													
	„	0	+						+													
57	Vert. weit	1800—0	15+						+	9	4											
	Oberfl.	0	4						4													
58	Pl.netz gr.	200—0	1				1															
	Oberfl.	40	1														1					
65	Vert. weit	2200—0	1			1																
	„ „	1200—0	5							2	2							1				
66	„ 2,5, No. 3	3000—0	22							11	11											
	„ 1,5, No. 3	700—0	24							15	9											
67	„ weit	1500—0	6														4	2				
	Pl.netz	200—0	4							1							3					
72	„	200—0	15														15					
73	Vert.	2000—0	9								4	5										
74	„	3000—0	2	1								1										
83	Oberfl.	30	230															230				
85	Vert. 1,5, No. 3	700—0	9							8			1									
86	„ 1,5, No. 3	2000—0	2							2												
	„ 1,5, No. 3	1200—0	9				9															
	Oberfl.	0	4000															4000				
87	„	30	2120															520	1600			
88	Vert. weit	2500—0	11															5	5		1	
	„	2000—0	15							8							1		5	1		
	Oberfl.	0	2																	2		
90	„	30	5																5			
99	„	0	+														+					
100a	„	0	658														482	176				
	„	5	500														200	300				
102	Vert.	1800—0	14								10	3						1				
	„	1000—0	4								3						1					
	Oberfl.	0	30														25	5				
103	„	0	40														20	20				
112	Vert.	2000—0	244								241	3										
114	„	70—0	1															1				
115	„ 1,5, No. 3	2500—0	75								60	15										
117	„ 1,5, No. 3	2000—0	1							1												
118	„	1500—0	6							5	1											
	Oberfl.	0	5																			4 1
120	Vert. weit	2000—0	56								27	29										
	Schl. gr. w.	1500—1000	108								104	4										
121	„ „ „	300—50	6								5	1										
123	„ kl. e.	400—250	17							17												
124	Oberfl.	5	1							1												
135	Vert.	1500—0	17								10	7										
136	„	2000—0	44								30	14										
	Schl. gr. w.	800—500	26								26											
139	Vert.	1500—0	4								4											
142	„	1000—0	179								177	2										
145	„	1500—0	2							1	1											
169	Vert. 2, No. 5	2000—0	103														97	6				
	Pl.netz m.	50—0	1														1					
	Oberfl.	30	+														+					

Station	Netz	Tiefe m	Summe aller gefang. Salpen	*pinnata*	*affinis*	*virgula*	*floridana*	*cylindrica*	*maxima*	*fusiformis*	*fusiformis* forma *echinata*	*amboinensis*	*hexagona*	*Piceti*	*rostrata*	*asymmetrica*	*mucronata*	*flagelliifera*	*confoederata*	*zonaria*	*Tilesii*	*magalhanica*	*Henseni*
170	Oberfl.	70	2	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .
172	Vert. 2, No. 3	1800—0	11 +	. .	. .	. .	. .	. .	+ .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	5 5	. 1	. .	. .	. .	. .	. .
	Pl.netz gr.	200—0	21	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	21 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Oberfl.	30	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Kätscher	0	1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 .	. .	. .	. .	. .
173	Vert. 2, No. 3	2500—0	632	. .	. .	. .	. .	. .	+ .	3 .	. .	. .	. .	. .	6 2	. .	12 360	. 147	100 .	. 1	. .	. .	. .
	Oberfl.	30	1 +	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	+	. .	1	. .	. .
174	Pl.netz gr.	200—0	31	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	31 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Oberfl.	30	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .
178	„	30	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .
179	„	5	1 +	1 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+ .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
181	Pl.netz m.	50—0	18	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	18 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Oberfl.	0	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+ .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
182	Vert. 2, No. 3	2400—0	12	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. 4	. .	2 .	1 1	. .	. .	. .
	Pl.netz gr.	200—0	6	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	5 1	. .	. .	. .	. .	. .	. 2
	„ m.	100—0	1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Oberfl.	20	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .
183	Pl.netz m.	100—0	5	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	4 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	„ „	50—0	2	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	2 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Oberfl.	20	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .
185	Pl.netz m.	100—0	2	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Oberfl.	150	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .
186	Pl.netz m.	100—0	51	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	48 3	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Brutnetz	0	160	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	150 10	. .	. .	. .	. .	. .	. .
187	Oberfl.	20	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .
190	Vert.	1100—0	2	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	2 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Pl.netz gr.	200—0	8	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	6 2	. .	. .	. .	. .	. .	. .
191	Schl. kl. e.	120—85	2	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 2	. .	. .	. .	. .	. .	. .
193	Oberfl.	30	29	. .	. .	. .	. .	26 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	3 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
194	„	30	+	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
195	„	30	11	. .	. .	. .	. .	10 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .
198	Vert.	570—0	437	. 1	. .	. .	. .	35 8	. .	4 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	272 116	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Pl.netz m.	100—0	71	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	68 3	. .	. .	. .	. .	. .	. .
200	„ „	100—0	4	. 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	3 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Oberfl.	30	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .
201	Kätscher	0	4	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	4 .	. .	. .	. .	. .
202	Trawl	150—0	4	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 4	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Oberfl.	5	+	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
207	Vert. 2, No. 11	800—0	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. +	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	Pl.netz m.	100—0	12	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	12 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
207 b	Oberfl.	30	9	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	9 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
212 b	„	20	2	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .
213	Vert. 1,5, No. 0	2000—0	3	1 .	. .	. .	. .	. .	. .	. 2	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
214	„ 2, No. 11	2000—0	24	. 2	9 .	. .	7 1	. .	. .	. .	1 2	. 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. .
	Pl.netz m.	100—0	1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
215	Vert.	2500—0	21	. .	. .	. .	. .	. .	. .	18 .	. .	. 1	1 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. .
	Pl.netz gr.	200—0	9	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	5 4	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	„ m.	100—0	1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .
217	Vert.	2000—0	46	. .	. .	. .	4 .	. .	. .	4 7	. .	. .	14 .	. .	. .	. .	. 10	. .	. .	7 .	. .	. .	. .
218	„	2500—0	7	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 5	. .	. .	1 .	. .	. .	. .
	Oberfl.	30	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .
218 b	Pl.netz m.	18—0	13	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	13 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
220	„ gr.	200	53	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	53 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
221	Vert.	2000—0	10	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 5	. .	. .	3 .	. .	. .	. .
223	„ 1,5, No. 0	1900—0	7	. .	. .	. .	1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	2 2	. .	. .	2 .	. .	. .	. .
226	„ 1,5, No. 0	2500—0	58	. .	. .	. .	. .	. .	. .	3 .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	33 21	. .	. .	. .	1	. .	. .

Station	Netz	Tiefe m	Summe aller gefang. Salpen	*pinnata*	*affinis*	*virgula*	*floridana*	*cylindrica*	*maxima*	*fusiformis*	*fusiformis* forma *echinata*	*amboinensis*	*hexagona*	*Picteti*	*rostrata*	*asymmetrica*	*micronata*	*flagellifera*	*confoederata*	*zonaria*	*Tilesii*	*magalhanica*
226	Pl.netz gr.	200—0	8														7 1					
227	„ m.	100—0	14														14					
	Oberfl.	30	+														+					
228	Vert.	2500—0	2							1												
229	Schl.	400—200	1									1							1			
231	Vert. 1,5, No. 0	2000—0	3							2									1			
232	„	1500—0	3							2		1										
235	„ 2, No. 3	2000—0	15								1		8				1 4					
	Pl.netz m.	50—0	2							1							1					
	Kätscher	0	18		18																	
236	Vert. 2, No. 3	2000—0	8 +							5 1							+		+		2	
	Pl.netz gr.	200—0	27														26 1					
	„ m.	100—0	7														5 2					
	„ „	50—0	3	3																		
	Schl. kl. m.	120—100	1														1					
	„ „ „	100—65	1				1															
237	Vert.	2000—0	11 +							7 3		1							+			
237 b	Pl.netz m.	100—0	1														1					
238	Vert. weit	3000—0	5							3 1									1			
239	„ „	2500—0	7							1											1	
	„ 2, No. 3	1500—0	26	1													4 21					
	Schl. kl. e.	120—105	+														+					
	„ „ „	100—80	2														2					
	Pl.netz m.	100—0	2														2					
	„ „	20—0	1														1					
240	„ „	100—0	6														6					
	„ „	50—0	2														2					
244	Oberfl.	20	+														+					
245	Pl.netz m.	100—0	2														2					
250	Kätscher	0	2																2			
253	Trawl	330—0	3																		3	
255	Vert. weit	1000—0	27		1 1					2 1							1			1		2
256	Trawl	1644—0	1											1								
	Pl.netz m.	100—0	1														1					
257	Oberfl.	15	1					1														
258	Pl.netz m.	100—0	20				1 1										16 2					
	Kätscher	0	79					74									1		4			
259	Trawl	1289—0	1										1									
	Pl.netz m.	100—0	34														34					
261	Kätscher	0	108																107 1			
262	„	0	+																+			
263	„				1					1	1								35 5			
	Trawl	823—0	1																1			
265	„	628—0	5																		2 3	
269	Pl.netz m.	100—0	50														46 4					
	Oberfl.	10	58														55 3					
270	Pl.netz m.	50—0	1																			
271	Vert. 2, No. 3	1200—0	3																			
	Pl.netz m.	100—0	1														1					
272	„ „	60—0	1																			
	„ „	50—0	2																			
273	„ „	100—0	1																			
274	„ „	100—0	1																			
	Oberfl.	70	12														12					
Gibraltar	Kätscher	0	2						2													

II. Geographische Verbreitung der Salpen.

In meiner Bearbeitung der Salpen der Plankton-Expedition gab ich eine Darstellung der Verbreitung jeder Salpenart; soweit diese sich auf den Atlantischen Ocean bezog, konnte dieselbe auf größere Genauigkeit Anspruch erheben, da dieser Ocean allein genügend durchforscht war. Durch die Tiefsee-Expedition haben wir eine genauere Kenntnis des Indischen Oceans erlangt, es ist dieses schon daraus ersichtlich, daß wir jetzt aus ihm 18 Salpenarten kennen, während bisher nur 10 Arten aus ihm bekannt waren. Aus dem Pacifischen Ocean kennen wir zwar 18 Arten, jedoch sind die Fundorte so spärlich, daß man über die Verbreitung der Salpen in diesem größten Wasserbecken nur die allerdürftigsten Kenntnisse hat.

Das Vorhandensein in den verschiedenen Oceanen zeigt nachfolgende kleine Tabelle, in welcher die von der deutschen Tiefsee-Expedition im Atlantischen und Indischen Ocean zum ersten Male aufgefundenen Arten mit einem ● bezeichnet sind.

	Atlantischer Ocean	Mittelmeer	Indischer Ocean	Pacifischer Ocean
Cyclosalpa pinnata	+	+	●	+
„ *affinis*	+	.	●	+
„ *virgula*	●	+	●	.
„ *floridana*	+	.	●	.
Salpa cylindrica	+	.	+	+
„ *maxima*	+	+	+	+
„ *fusiformis*	+	+	+	+
„ „ *echinata*	+	.	+	+
„ *amboinensis*	●	.	●	+
„ *punctata*	+	+	.	.
„ *hexagona*	+	.	+	+
„ *Picteti*	.	.	●	+
„ *rostrata*	+	.	●	.
„ *asymmetrica*	+	.	.	.
„ *mucronata*	+	+	+	+
„ *flagellifera*	+	.	+	+
„ *confoederata*	+	+	+	+
„ *zonaria*	+	+	+	+
„ *Tilesii*	+	+	+	+
„ *magalhanica*	●	.	.	+
„ *Henseni*	+	.	●	+
„ *mollis*?	.	.	.	+
„ *nitida*?	.	.	.	+
23 Arten	20	9	18	18

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß wir die bisher nur aus dem Mittelmeer bekannte *S. virgula* auch im Atlantischen Ocean fanden; ferner die von der Südspitze Amerikas bekannte *S. magalhanica* ebenda, ebenso die *S. amboinensis*, die von der See um Amboina kürzlich von mir beschrieben wurde. Noch größer sind die Erfolge der Tiefsee-Expedition für den Indischen Ocean. Sämtliche 4 Cyclosalpenarten wurden von ihr zum ersten Male in diesem Ocean gefunden, ferner die bisher aus dem Atlantischen Ocean bekannten *S. rostrata* und *Henseni* und die aus dem Pacifischen Ocean beschriebenen *S. amboinensis* und *Picteti*. Es fehlen im Indischen Ocean nur die Arten *S. punctata, asymmetrica* und *magalhanica*, wenn ich von den beiden mir zweifelhaften Arten *mollis* und *nitida* absehe, ohne welche im Pacifischen Ocean die Anzahl der Salpen-

arten 16 beträgt. Ich sehe auch vorläufig von *S. Bakeri* RITTER ab, da es mir doch noch nicht ganz sicher ist, daß diese mit *S. floridana* identisch ist.

Zur Illustrierung der Verbreitung der einzelnen Arten gebe ich kleine Textkarten, in denen jeder Fundort der betreffenden sicher bestimmten Salpenart durch einen Punkt eingetragen ist. Oftmals liegen die Fundorte so dicht bei einander, daß dieselben Linien ergaben. Die von der Tiefsee-Expedition festgestellten Fundorte sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt und finden sich auch auf der Taf. XXX [V]. dort aber nicht nach Arten getrennt. Auf der Karte sind die hydrographischen Verhältnisse an der Oberfläche dargestellt, einmal die Isohaline von 35 $^{0}/_{00}$, nach SCHOTT (10), Taf. XXXIII, dann die Oberflächentemperaturen nach dem von SCHOTT (10, S. 256 ff.) veröffentlichten Journal mit Benutzung seiner Taf. IX. Letztere Tafel giebt die Temperaturen im Jahresdurchschnitt, während ich auf der Fahrtlinie die von uns beobachteten Temperaturen, die doch für unsere Fänge maßgebend sind, eingetragen habe.

Tabelle über das Vorkommen der Salpen nach Stationen der deutschen Tiefsee-Expedition.

Station	*pinnata*	*affinis*	*virgula*	*floridana*	*cylindrica*	*maxima*	*fusiformis*	*fusiformis* forma *echinata*	*amboinensis*	*hexagona*	*Picteti*	*rostrata*	*asymmetrica*	*mucronata*	*flagellifera*	*confoederata*	*zonaria*	*Tilesii*	*magalhanica*	*Hemseni*
14	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
15	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
26	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
32	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
34	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
37	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
39	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
41	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
42	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
43	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
44	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.
46	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
49	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
50	+	.	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
51	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
52	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
53	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
54	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
55	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
56	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
57	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
58	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
65	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
66	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
67	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
72	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
73	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
74	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
83	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
85	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
86	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
87	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
88	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.
90	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.

Station	*pinnata*	*affinis*	*virgula*	*floridana*	*cylindrica*	*maxima*	*fusiformis*	*fusiformis* forma *echinata*	*amboinensis*	*hexagona*	*Pieteti*	*rostrata*	*asymmetrica*	*mucronata*	*flagellifera*	*confoederata*	*zonaria*	*Tilesii*	*magalhanica*	*Hensení*
99	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
100	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
102	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
103	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
112	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
114	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
115	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
117	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
118	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
120	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
120b	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
121	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
123	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
124	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
135	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
136	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
139	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
142	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
145	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
169	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
170	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
172	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.
173	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.
174	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
178	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
179	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
181	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
182	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	.	.	+
183	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
185	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
186	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
187	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
190	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
191	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
193	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
194	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
195	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
198	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
200	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
201	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
202	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
207	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
207b	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
212b	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
213	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
214	+	+	.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
215	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
217	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
218	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
218b	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
220	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
221	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
223	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
226	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
227	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
228	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Station	*pinnata*	*affinis*	*virgula*	*floridana*	*cylindrica*	*maxima*	*fusiformis*	*fusiformis* forma *echinata*	*amboinensis*	*hexagona*	*Picteti*	*rostrata*	*asymmetrica*	*mucronata*	*flagellifera*	*confoederata*	*sonaria*	*Tilesii*	*magalhanica*	*Hensenі*
229	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
231	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
232	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
235	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
236	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.
237	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
237b	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
238	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
239	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+
240	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
245	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
250	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
253	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
255	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+
256	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
257	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
258	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
259	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
261	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
263	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
265	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
269	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
270	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
271	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
272	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
273	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
274	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Gibraltar	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

1. *Salpa (Cyclosalpa) pinnata* (Fig. 1). *S. pinnata* ist in einem Gürtel um die Erde verbreitet, der im Süden bis 30° S. Br., im Norden bis gegen 60° N. Br. sich erstreckt. Diese Art ist rein tropisch und scheint sich nicht in Wasser unter 20° wohlzufühlen. Wenn sie im Norden auch bis auf die Höhe von Schottland geht, so werden die in der Karte verzeichneten Fundorte doch alle im Golfstrom liegen, durch den die Art weiter nach Norden getragen wird und noch in dem sich abkühlenden Golfstromwasser aushält. Im Atlantischen Ocean hält sie sich vorzugsweise in dem wärmsten Wasser auf, geht an der Ostküste Südamerikas weiter nach Süden, als an der Westküste Afrikas, da an ersterer Küste die hohen Temperaturen im Brasilstrom weiter polwärts liegen, als an der durch den kalten Benguelastrom benachteiligten Küste Afrikas. Ebenso sehen wir *S. pinnata* nur im wärmsten Teile des Indischen Oceans auftreten. Für den Pacifischen Ocean gilt dasselbe, allerdings ist die Zahl der Fundorte nur verschwindend.

Daß *S. pinnata* sich auch in kühlerem Wasser noch halten kann, zeigen einmal die durch den Golfstrom nach Norden geführten Individuen, dann die im Mittelmeer lebenden. Aus der Tabelle von SCHMIDTLEIN (9) geht hervor, daß *S. pinnata* sich hauptsächlich in den Monaten Juni bis November bei Neapel findet. Ebenso konnte ich 1895/96 dort beobachten, daß *S. pinnata* im November noch tagtäglich häufig gefangen wurde bei Temperaturen von 19,8—20,65° C, während sie im Dezember und Januar bei Temperaturen von 17°—14,15° C nur hin und wieder zur Beobachtung gelangte. Während sie im Sommer sich in den hohen tropischen Temperaturen

Fig. 1. Verbreitung von *Salpa pinnata*.

Fig. 2. Verbreitung von *Cyclosalpa affinis*, *virgula* und *floridana*.

wohlfühlt, muß sie später in dem sich bis 13° C abkühlenden Wasser des Mittelmeeres ausdauern. *S. pinnata* ist auch eine Art, die oft an der Oberfläche gefangen wird und wohl kaum in tiefere Schichten hinabsteigt; allerdings sagen die offenen, vertikal gezogenen Netze nichts über ihre vertikale Verbreitung aus.

2. *Salpa (Cyclosalpa) affinis* (Fig. 2) zeigt eine ganz ähnliche Verbreitung wie *S. pinnata*, scheint aber nicht so weit mit dem Golfstrom nach Norden zu gehen, falls ihr Fehlen in höheren Breiten nicht mit ihrer größeren Seltenheit und daher geringeren Erbeutung zusammenhängt.

3. *Salpa (Cyclosalpa) virgula* (Fig. 2) ist eine Art, die im Mittelmeer ihre stärkste Ausbildung hat, erst durch die Tiefsee-Expedition wurde sie für den Atlantischen und Indischen Ocean nachgewiesen. Sie fand sich stets in den tropischen Teilen der Oceane.

4. *Salpa (Cyclosalpa) floridana* (Fig. 2) fand sich bisher ebenfalls in den Tropen, nur ein Fang war weiter polwärts (Station 86), bei dem die Oberflächentemperatur aber noch zwischen 15—20° betrug; da der Fang aber von 1200 m an gemacht wurde, ist nicht anzugeben, bei welcher Temperatur die Tiere gelebt haben mögen. Nach SCHOTT (10, Text Tafel XIII) beträgt die Temperatur in 1200 m nur 3,2° C, in 200 m aber noch fast 15° (14,7°).

5. *Salpa cylindrica* (Fig. 3) ist in den tropischen Teilen aller Oceane häufig gefunden. Auf der Tiefsee-Expedition wurden fast alle Exemplare in Oberflächenfängen erbeutet, so daß man daraus und aus ihrer Verbreitung schließen muß, daß wir in *cylindrica* eine das wärmste Wasser bevorzugende Art zu erblicken haben. Der eine Fundort bei den Kerguelen („Challenger"-Station 150 bei HERDMAN) kann dem wohl auch nicht wiedersprechen, es handelt sich hier um „one specimen of the solitary form (1,5 cm in length)". Zwei andere Fundorte in hohen Breiten können wir wohl vernachlässigen, da HERDMAN (3) selbst die Zugehörigkeit zu *S. cylindrica* als fraglich hingestellt hat. „27. XII. 1873. Station 145A off the Prince Edwards Island, in the Southern Ocean, taken at night, 46° 41′ S., 38° 10′ E. one specimen, probably of the solitary form of this species (only a fragment in bad condition)" und „3. III. 1874 near Heard Island in the Southern Ocean, 52° 20′ S., 72° 14′ E. one specimen probably of the solitary form of this species (in bad condition)" sind seine eigenen Worte. Die zugehörigen Temperaturen für diese beiden Fundorte waren 5,3 und 3,3° C (41,5 und 38° Fahrenheit).

Die Tiefsee-Expedition hat in diesen Breiten *S. cylindrica* nicht gefunden, erst bei Sumatra (Station 193). Durch den Moçambiquestrom können Salpen aus den tropischen Teilen des Indischen Oceans in die Westwindtrift befördert werden und mit dieser nach Osten treiben. Ein einzelnes Exemplar sagt da wenig.

6. *S. maxima* (Fig. 4) findet sich in den warmen Teilen der Oceane häufiger, ist aber auch 2mal (?) in kaltem Wasser gefangen worden, 1mal am Kap Horn (MEYEN) dann südlich von Australien („Challenger"). Letzteren Fundort habe ich jedoch streichen müssen, da HERDMAN (3) es nur als wahrscheinlich hinstellt, daß es sich um *S. maxima* in dem Falle gehandelt hat. HERDMAN schreibt: „10. III. 1874, Station 159, 47° 25′ S., 130° 22′ E., a single large *Salpa* obtained in the Southern Ocean is probably referable to the solitary form of this species." Die Temperatur betrug 10,8 C (= 51,5° Fahrenheit).

Das Exemplar vom Kap Horn (Staaten Island), das von MEYEN gesammelt ist und sich noch im Berliner Museum befindet (1b), ist eine echte *S. maxima*. Dieses wäre dann der einzige Fundort in kaltem Wasser.

• *cylindrica*

Fig. 3. Verbreitung von *Salpa cylindrica*.

• *maxima*

Fig. 4.

Die Exemplare südlich von Afrika fanden sich in dem wärmeren Wasser des Agulhasstromes. Es will mir aber scheinen, daß diese Salpe häufiger im Mittelmeer ist, als im freien Ocean.

Nur einmal wurde von der Tiefsee-Expedition (Station 50) eine größere Zahl dieser Salpe gefangen, sonst nur vereinzelte Exemplare an wenigen Stationen. Auf der Heimfahrt wurden zwischen Sicilien und Gibraltar größere Mengen von *S. maxima* im Wasser beobachtet und bei Gibraltar auch mit dem Kätscher gefangen. Im Oktober und November des Jahres 1895 gehörte bei meinem Aufenthalt in Neapel die Salpe zu den gewöhnlichsten Erscheinungen. Im Indischen Ocean ist sie von uns nur einmal getroffen worden, und zwar im östlichen Teile, in der Höhe eines Fundortes, den TRAUSTEDT (7) schon anführt; von letzterem Forscher stammen auch die Angaben über die beiden Fundorte im Moçambique und Agulhasstrom. Aus dem Pacifischen Ocean befinden sich Exemplare im Berliner Museum (1b, S. 8, 9). Nur 2 Fundorte sind aus diesem gewaltigen Meeresbecken bekannt, das allerdings in seinem größten Teile als ungenügend durchforscht anzusehen ist, aber auch RITTER (6b) führt diese Art nicht von San Diego auf, ebensowenig wie sie auf den Fahrten des Albatross (6a) erbeutet ist.

7. *Salpa fusiformis* (Fig. 5) ist eine der häufigsten Salpen, die bei allen Expeditionen an zahlreichen Stellen gefunden wurde. Ueberall in warmem Wasser ist sie zu Hause, geht aber auch in höhere Breiten. Auf den interessanten Fundort bei Schottland[1]) — alljährlich nach Ort und Zeit bestimmt — habe ich in meinen Salpen der Plankton-Expedition hingewiesen (1a, S. 54). Die Fundorte südlich vom 40° S. Br. und zwischen 0 und 100° O. L. liegen in kaltem Wasser. Ob nun die in diesem Gebiete als *S. fusiformis* bestimmten Exemplare wirklich zu dieser Art gehören, möchte ich nicht fest behaupten, da jüngere Exemplare nicht von der „forma *echinata*" zu unterscheiden sind. Sollten dieselben wirklich zu *echinata* gehören, so würde *S. fusiformis* auf das warme Gebiet beschränkt sein, denn die an der Ostküste Südamerikas gefundenen Exemplare können dort durch den Brasilstrom in hohe Breiten geführt werden. Ich will nicht in Abrede stellen, daß *S. fusiformis* in kühleres Wasser geht, aber die Fundorte in kaltem Wasser glaube ich nicht alle auf *S. fusiformis* beziehen zu können. Das Material, das HERDMAN (3, S. 74) aus diesen Breiten zur Verfügung stand, scheint nach seiner eigenen Angabe sehr schlecht erhalten gewesen zu sein.

„27. XII. 1873. Station 145A off Prince Edward Island, 46° 41′ S., 38° 10′ E., many specimens of the aggregated form in bad condition", und „3. II. 1874 near Heard Island, 52° 20′ S., 72° 14′ E. one specimen of the solitary form (?) in bad condition". An beiden Stationen war das Material „in bad condition", die Bestimmung also wohl nicht ganz sicher.

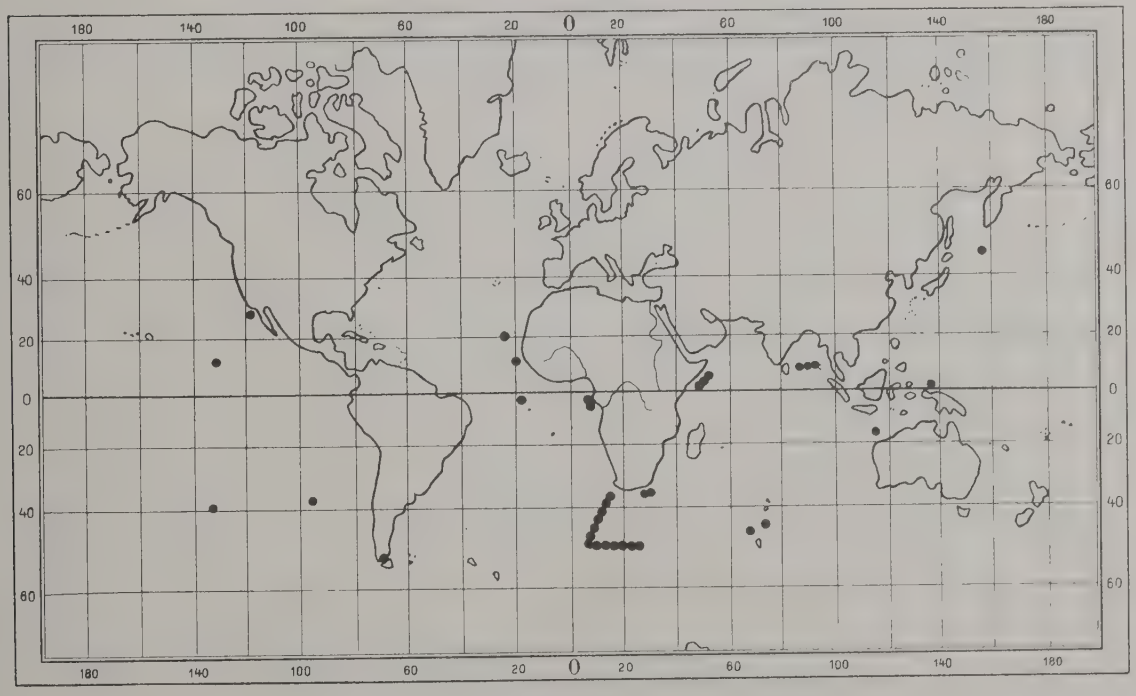
Der dritte Fundort „11. II. 1874, Station 152, Antarctic Ocean, 60° 52′ S., 80° 20′ E., about 160 specimens of the aggregated form (many of them large) and one large and several small specimens of the solitary form" muß bestehen bleiben, denn wenn größere Exemplare vorhanden waren, hätte die Form *echinata* erkennbar sein müssen.

8. *Salpa fusiformis* forma *echinata* (Fig. 6). Diese Form halte ich für die Kaltwasserform von *S. fusiformis*. Das Vorkommen in der Magalhaësstraße, südlich von Afrika bis zu den Kerguelen erklärt sich von selbst. Aber auch die Fundorte auf der Tiefsee-Expedition im Atlantischen und Indischen Ocean sprechen nicht dagegen, da alle dort gefundenen Salpen dieser

1) Auf der Fahrt des Forschungsdampfers „Poseidon" im November d. J. fand ich diese Salpe in großen Mengen in der Nordsee im Oberflächenwasser (Skagerak und Norwegische Rinne 57° 56′ N. Br., 7° 26,5′ O. L.; 58° 22′ N. Br., 5° 31′ O. L.; 58° 10′ N. Br., 5° 12′ O. L.). Näheres darüber werde ich in meiner Arbeit „Das Plankton der Nord- und Ostsee", Teil II, bringen (Wissensch. Meeresuntersuchungen, Bd. IX).

● *fusiformis*

Fig. 5. Verbreitung von *Salpa fusiformis*.



● *fusiformis forma echinata*

Fig. 6. Verbreitung von *Salpa fusiformis* forma *echinata*.

Form aus Vertikalnetzfängen stammen, die aus 1000 und mehr Metern gemacht sind, so daß die Salpen auch aus großen, kalten Tiefen stammen können. Daß aber auch einzelne Exemplare in tropischem Wasser vorkommen können, zeigt Station 263, bei der mit dem Kätscher ein Exemplar (solitär) direkt an der Oberfläche bei 27,9° C gefangen wurde. Ebenso wurde vom „Challenger" (HERDMAN, S. 66) 1 Individuum an der Westküste Afrikas bei einer Temperatur von 27,7° C gefangen (9° 9' N. Br., 16° 41' W. L.); während die übrigen Exemplare im Süd-Pacific bei Temperaturen von 8,8—14,7° C gefischt wurden.

9. *Salpa punctata* (Fig. 7) ist eine Art, die im Mittelmeer häufiger ist; sie ist bei Neapel, Messina, Villafranca gefunden worden. Im Atlantischen Ocean gehört sie zu den seltensten Salpen, sie ist nur von der „Challenger"-Expedition unter dem Aequator und von der Plankton-Expedition in der Sargassosee je einmal gefunden wurden.

10. *Salpa amboinensis* (Fig. 7). Diese kürzlich von mir beschriebene Art (1c) ist vereinzelt an mehreren Stellen des Atlantischen und Indischen Oceans gefunden worden, außerdem befand sie sich unter dem Material, das Herr Prof. DAHL bei Ralum (Bismarck-Archipel) gesammelt hat. Sie scheint also eine tropische Form zu sein, worüber die Fänge allerdings nicht Auskunft geben können, da sie mit offenen Plankton- resp. Vertikalnetzen gemacht sind, so daß die Tiefe, bei welcher die Salpen in das Netz gerieten, nicht anzugeben ist. Ihr Fehlen in höheren Breiten zeigt aber, daß sie kaltes Wasser meidet.

11. *Salpa hexagona* (Fig. 8) ist eine rein tropische Art, die in allen drei Oceanen gefunden ist, stets aber nur in geringerer Zahl, am seltensten ist sie im Atlantischen Ocean, in dem bisher nur Exemplare bei Madeira gesammelt wurden, die sich im Hamburger Museum befinden (1a, S. 37).

12. *Salpa mucronata* (Fig. 9) ist die gemeinste Salpe im warmen Wasser. Fast überall hat sie sich dort gefunden, so daß auf der beigegebenen Karte durch die Aufzeichnung ihres Vorkommens die Reiseroute der Expeditionen (Plankton und Tiefsee) zu sehen ist. Auf der Nordwestseite des Atlantischen Oceans fehlt sie des kalten Wassers wegen, auf der östlichen Seite geht sie mit dem Golfstrom bis nach Schottland und Norwegen. Im südatlantischen Ocean geht sie mit der Brasilströmung bis zum 40° S. Br., näher an der Küste Westafrikas fehlt sie der kalten Benguelaströmung wegen. Südlich von Afrika gelangt sie durch den Moçambique und Agulhasstrom. Auf der Fahrt weiter im Süden bis wieder nach Neu-Amsterdam fehlte sie; erst als die Oberflächentemperaturen über 17° betrugen (Station 160), fand sich diese Salpe wieder ein und fand sich fast in allen Fängen im Indischen Ocean. Die wenigen Fundorte im Pacifischen Ocean liegen auf der westlichen Seite des Oceans nicht allzufern der Küste, und auf der östlichen Seite ganz verstreut.

13. *Salpa flagellifera* (Fig. 9). Die Verbreitung dieser Salpe ist eigenartig. Sie ist bisher in dem Aste des Agulhasstromes gefunden, der südlich von Afrika nach Osten zurückbiegt, ferner in dem stromlosen Gebiet des Indischen Oceans (Station 172). Ein fernerer Fundort liegt an der Ostküste Australiens. Schließlich findet sie sich im südatlantischen Ocean zwischen 20° und 40° S. Br. Ueberall hat sie sich in wenigen Exemplaren gefunden, aber an Station 83—87 in großer Zahl:

Station 83 brachte ein Oberflächenfang 230 Exemplare,
„ 86 Oberflächenfang, viele tausend Exemplare,
„ 87 „ „ „ „
die folgenden Fänge wenige Exemplare.

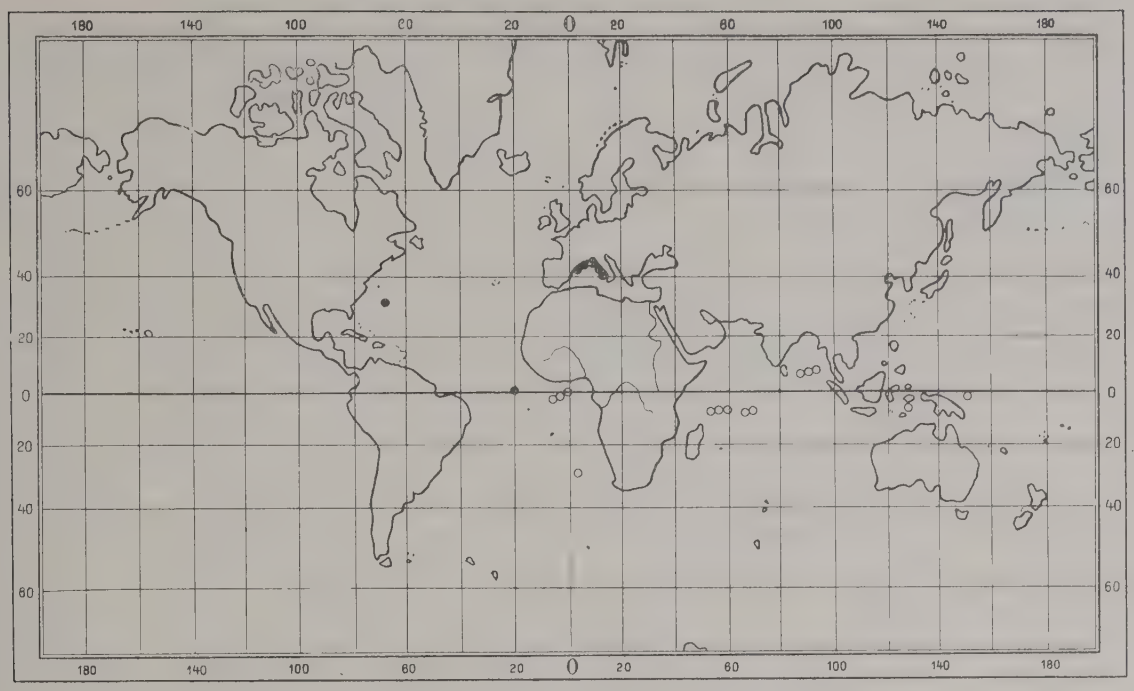


Fig. 7. Verbreitung von *Salpa punctata* und *amboinensis*.

Fig. 8. Verbreitung von *Salpa hexagona*.

Fig. 9. Verbreitung von *Salpa mucronata* und *flagellifera*.

Fig. 10. Verbreitung von *Salpa confoederata*.

Bei Station 86 konnte man vom Schiffe aus im Wasser eine gelbgrüne Wolke sehen, die etwas länger als das Schiff war (ca. 100 m), aber an der breitesten Stelle höchstens halb so breit. Die Wolke bestand aus *Salpa flagellifera*, die hier an dem Westrande des Benguelastromes sich angesammelt hatten. Ich werde weiter unten auf diese „Ansammlung" einzugehen haben. Die Massen von *Salpa* fanden sich im Oberflächenwasser von 16,1—16,5°, während die Vertikalnetzfänge keine Salpen enthielten. Daß sie sich auch in dem kühleren Wasser wohlfühlten, zeigten die weit entwickelten Stolonen der solitären Form.

14. *Salpa confoederata* (Fig. 10). Diese Salpe ist in den warmen und gemäßigten Teilen aller Oceane gefunden, namentlich häufig scheint sie im nordatlantischen Ocean auf der Ostseite zu sein, ganz abgesehen davon, daß in diesem Teile des Oceans wohl am meisten gesammelt ist. Für den südatlantischen Ocean zeigen dieses die Untersuchungen der Tiefsee-Expedition. Im Indischen Ocean liegen die Fundorte außer wenigen früher bekannten mit kurzen Unterbrechungen auf der Fahrtlinie der „Valdivia". Im Pacifischen Ocean liegen die wenigen Fundorte zwischen Australien, Hinterindien und China und dann verstreut mehr im östlichen Teile.

15. *Salpa zonaria* (Fig. 11) findet sich überall in den wärmeren Teilen der Oceane; im Pacifischen im Westen zwischen Neu-Seeland, Japan und Indien, im Osten an ganz vereinzelten

Fig. 11. Verbreitung von *Salpa zonaria*.

Stellen. Sie geht mit den Strömungen weit nach Norden und ist noch bei Island und in der Nähe Grönlands sowie nördlich von Schottland gefunden, überall in Ausläufern des Golfstromes. Ein ganz vereinzelter Fundort nach den „Challenger"-Sammlungen (3) in kaltem Wasser ist die Magalhaesstraße, die sowohl im Westen wie Osten von kalten Strömungen eingeschlossen ist; nirgends wieder im kälteren Wasser des Südens ist ein Exemplar dieser Salpe gefunden.

Fig. 12. Verbreitung von *Salpa Tilesi*.

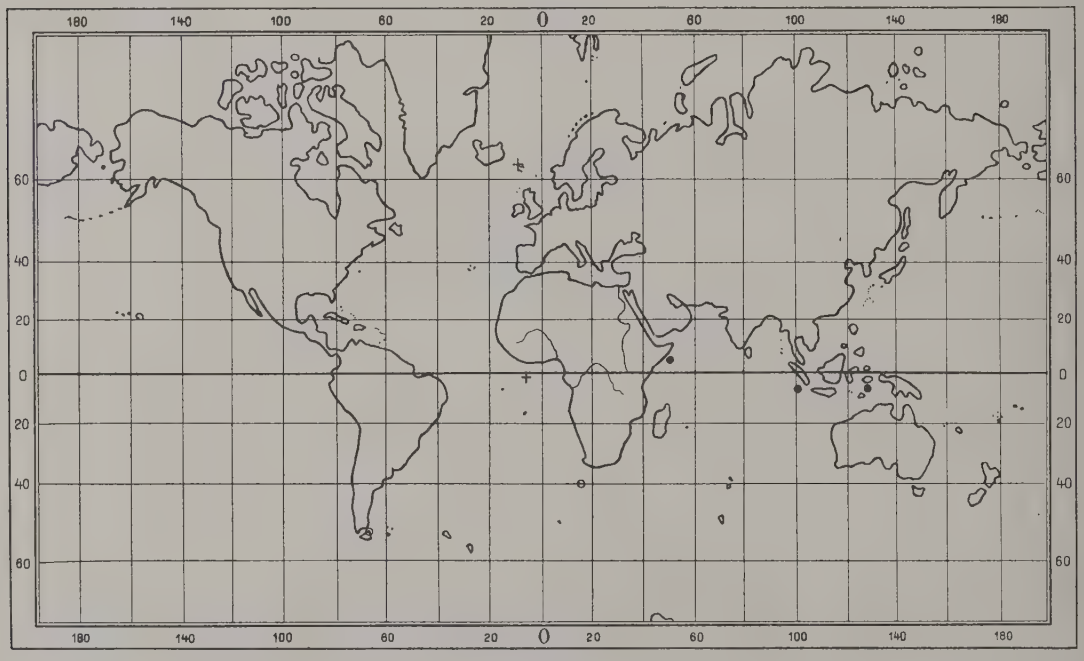


Fig. 13. Verbreitung von *Salpa Picteti*, *magalhanica* und *asymmetrica*.

16. *Salpa Tilesii* (Fig. 12) ist häufiger in den wärmeren Teilen aller Oceane gefangen worden. Im westlichen Teile des Atlantischen Oceans ist sie seltener als im östlichen. Während die Plankton-Expedition diese Salpe mehrmals im Südäquatorialstrom zwischen 10—30° W. L. fing, hat dieselbe sie im westlichen Teile des Atlantischen Oceans nicht gefischt, trotzdem die Untersuchung überall in gleicher Art ausgeführt wurde. Auf der Tiefsee-Expedition ist diese Salpe auch seltener gefangen, trotz Verwendung der großen Vertikalnetze bis zu $2^1/_2$ m Durchmesser. Die gewaltigen Tiere haben wohl so starke Eigenbewegung, daß sie den Netzen entgehen können, sonst hätten sie öfter gefangen werden müssen.

17. *Salpa Picteti* (Fig. 13) beschrieb ich vor kurzem nach Sammlungen, die Bedot et Pictet in Amboina gemacht hatten (1c). Diese Salpe ist von uns bei Sumatra und an der Küste Ostafrikas gefangen worden, einmal in einem tiefen Vertikalfang, dann brachte sie einmal das Trawl mit herauf. Im Atlantischen Ocean ist sie noch nicht gefunden.

18. *Salpa magalhanica* (Fig. 13) wurde von mir nach Sammlungen von Dr. Michaelsen von Feuerland (Puerto Pantalon) beschrieben (1a, S. 20 ff.). Die Tiefsee-Expedition hat 5 Exemplare auf Station 118 in einem Oberflächenfang gefangen, die Temperatur betrug 12,3° C. Wenn man aus den beiden Fundorten Schlüsse ziehen darf, so scheint *S. magalhanica* eine für den Süden, die Antarktis, typische Salpe zu sein. Sie muß zu den selteneren Arten gehören, sonst hätten wir sie in der Antarktis häufig finden müssen.

19. *Salpa asymmetrica* (Fig. 13) wurde von Fowler (11) bei den Färöer gefunden. Wir fingen sie in größerer Zahl auf den Stationen 49, 50 unter dem Aequator, einmal in einem Oberflächenfang 173 Exemplare bei 23,1° C.

• *rostrata* ○ *Henseni*

Fig. 14. Verbreitung von *Salpa rostrata* und *Henseni*.

20. *Salpa rostrata* (Fig. 14). Diese Art lebt in dem tropischen Teile des Atlantischen Oceans. Die Tiefsee-Expedition fand sie dort wieder, ferner im Indischen Ocean beim Eintritt der Expedition in den warmen Teil desselben.

21. *Salpa Henseni* (Fig. 14) wurde von der Plankton-Expedition an mehreren Stellen des Atlantischen Oceans gefunden. Dann erhielt ich sie von Amboina (1 c). Die Tiefsee-Expedition hat sie sowohl im Atlantischen Ocean wiedergefunden, als auch im Indischen Ocean neu entdeckt, und zwar sowohl bei Sumatra als häufiger bei Ostafrika. Ueberall liegen die Fundorte in den Tropen.

Aus vorstehender Aufzählung geht folgendes hervor. Der Atlantische und Indische Ocean haben 17 Salpen gemeinsam, im Indischen Ocean fehlen:

Salpa punctata
„ *asymmetrica*
Salpa magalhanica.

Dagegen fehlt im Atlantischen Ocean *S. Picteti.*

Im Pacifischen Ocean fehlt noch der Nachweis von

Cyclosalpa virgula
„ *floridana* (?)
Salpa punctata
Salpa rostrata
„ *asymmetrica.*

S. mollis und *nitida* sind zweifelhafte Arten.

Im Mittelmeer sind 9 Arten gefunden. Von diesen 9 Arten hat *S. punctata* wohl im Mittelmeer ihre Hauptverbreitung, *S. maxima* gehört im Mittelmeer zu den häufigsten Arten, während sie in den Oceanen seltener zu finden ist.

Was ich in meinen „Salpen der Plankton-Expedition" aussprach (1 a, S. 46): „daß wir in den Salpen eine typische Hochseegruppe haben, die überall in warmem Wasser zu finden ist", gilt auch jetzt noch; allerdings sind durch die Tiefsee-Expedition unsere Kenntnisse so gefördert worden, daß ich den Satz erweitern kann: Die Salpen sind typische Hochseebewohner, die zum größten Teile in warmem Wasser leben, während nur wenige Arten an kälteres oder kaltes Wasser gebunden sind.

Zu den Warmwasserarten sind zu rechnen:

Cyclosalpa pinnata
„ *affinis*
„ *virgula*
„ *floridana*
Salpa cylindrica
„ *maxima*
„ *fusiformis*
„ *amboinensis*
„ *punctata*
„ *hexagona*
Salpa Picteti
„ *rostrata*
„ *asymmetrica*
„ *mucronata*
„ *flagellifera*
„ *confoederata*
„ *zonaria*
„ *Tilesii*
„ *Henseni.*

Kaltwasserformen sind:

Salpa fusiformis f. *echinata*
„ *magalhanica.*

Die Warmwasserformen können durch Strömungen in höhere Breiten mit niederen Temperaturen geführt werden, wie das im Golfstrom zu beobachten ist. Es finden sich im Atlantischen Ocean in der Breite von den Hebriden, teilweise bis Island und Grönland z. B.

Salpa fusiformis,
„ *mucronata*,
„ *zonaria*.

Diese Arten kommen ebenso gut bei Temperaturen von 28° C vor, wie bei ungefähr 10° nördlich von Schottland (August). Es sind eurytherme Arten. Andere Arten sind stenotherm, da sie nicht so weit nach Norden gehen, wenigstens noch nie so weit nördlich gefunden sind, also wohl nur geringere Temperaturschwankungen vertragen können. Ganz vereinzelte Fälle sind bekannt, in denen die als Warmwasserformen genannten Salpen in kaltem Wasser gefunden sind und dorthin nicht durch warme Strömungen geführt sein können, so z. B. das Vorkommen von *S. zonaria* in der Magalhaësstraße, von *S. maxima* bei Staten Island (bei Kap Horn). *Salpa fusiformis* in den hohen südlichen Breiten kann auch die forma *echinata* sein, bei der die Zähnelung des Mantels sehr undeutlich war oder bei jugendlicheren Individuen ganz fehlte.

Die Kaltwasserformen finden sich nur auf der südlichen Halbkugel verbreitet. *Salpa fusiformis* forma *echinata* war namentlich in der Antarktis häufig, sonst ist sie mit Netzen erbeutet worden, die aus größerer Tiefe (mit einer Ausnahme Station 263) bis zur Oberfläche gezogen waren, so daß nicht anzugeben ist, aus welcher Tiefe sie stammen, und nicht, bei welcher Temperatur sie gelebt haben. *S. magalhanica* ist zweimal in kühlerem Wasser gefunden, mir scheint es, als ob wir in ihr eine Kaltwasserform haben, jedoch sind die beiden Fundorte noch nicht Beweis genug dafür.

Der Salzgehalt scheint eine geringe Rolle zu spielen für die Verbreitung der Salpen. Ueberall im freien Ocean findet sich ein Salzgehalt von 33—35 $^0/_{00}$. In der Nähe großer Flußmündungen, wie vor dem Kongo, sinkt er unter 33 $^0/_{00}$. Dicht vor dem Kongo (bei 30,4 $^0/_{00}$, Station 68) fanden sich keine Salpen (Taf. XXX [V]). Eine Schwankung des Salzgehaltes von 33 bis 35 $^0/_{00}$ hat keinen Einfluß.

III. Vertikale Verbreitung.

Die Salpen, die wir oben als Warmwassertiere kennen gelernt haben, müssen sich in den obersten Wasserschichten halten, da sie sonst in kühleres Wasser gelangen; für die Kaltwasserarten würde diese Schranke fortfallen. Die Untersuchung der vertikalen Verbreitung wird am besten mit Schließnetzen ausgeführt. Für Salpen ist die bisher gebrauchte Größe der Schließnetze wohl etwas zu gering, denn sonst hätten die Schließnetze, die wir auf der Tiefsee-Expedition gebrauchten, öfter Salpen fangen müssen, wenigstens in den oberen Schichten. So brachten von den 123 Schließnetzfängen nur 11 Fänge Salpen, welche in folgender Tabelle aufgeführt sind:

Schließnetz	Station	Tiefe	*fusiformis* forma *echinata*		*fusiformis*		*mucronata*		*floridana*		*pinnata*
		m	gr.	sol.	gr.	sol.	gr.	sol.	gr.	sol.	
	66 [1])	500—350	—	+ 1							
	120	1500—1000	104	+ 4							
	121	300— 50	5	+ 1							
	123	400—250	—	—	17	—					
	136	800—500	26	—							
	191	120— 85					—	2			
	229	400—200					—	1			
	236	120—100					1	—			
		100— 65							—	1	
	239	120—105						+			
		100— 80					2	—			

Die 4 Schließnetzfänge 120—136 enthielten *Salpa fusiformis* forma *echinata*, für einen Fang ist *S. fusiformis* notiert, es mag sich aber hier aus oben auseinandergesetzten Gründen auch um die forma *echinata* gehandelt haben. Diese 4 Fänge stammen aus der Antarktis, und wie die Darstellung auf Taf. XXXI [VI] zeigt, sind sie bei Wassertemperaturen von 0—5° C gemacht. worden. Der tiefste Fang, der Salpen überhaupt enthielt, ist auf Station 120 ausgeführt. Dort brachte der Schließnetzfang von 1500—1000 m 104 gregate und 4 solitäre *S. fusiformis* forma *echinata*, der Fang 121 aus 300—50 m dieselbe Art in 5 resp. 1 Exemplar und der Fang auf Station 136 aus 800—500 m 26 gregate Individuen auch von dieser Art. Fang 123 von 400—250 m hatte 17 gregate Individuen von *S. fusiformis* (?). Die Salpen hielten sich in der Wasserschicht auf, die Temperaturen über 0° zeigten. Station 124 mit einer Oberflächentemperatur von + 1,2° hatte auch noch Salpen direkt an der Oberfläche, in dem ganzen Gebiet mit einer Temperatur unter 0° C fehlten sie aber an der Oberfläche und fanden sich wie die Schließnetzfänge zeigen, in den wärmeren tiefen Schichten. Im Indischen Ocean fanden sich, in 6 Schließnetzfängen Salpen; der tiefste Fang wurde von 400—200 m gemacht, und die Temperatur betrug in diesen Tiefen zwischen 11—16° C. Gefangen wurde eine *Salpa mucronata*, die also auch bei dieser gemäßigten Temperatur gelebt haben muß. Die anderen Fänge mit Salpen stammen alle aus Wasser von mehr als 15° bis 27° C.

An mehreren Stellen, an denen mit dem Schließnetz gefischt wurde, brachten die Planktonnetze auch Salpen. Auf Station 182 enthielt das große Planktonnetz 7 *S. mucronata* und war von 200—0 m gezogen worden. Der Schließnetzfang von 200—100 m enthielt keine Salpen, so daß die im Planktonnetz gefangenen Salpen aus 100—0 m stammen werden. An derselben Stelle ist mit dem mittleren Planktonnetz ein Fang aus 100 m gemacht, der 1 *S. mucronata* brachte oder, auf die Eingangsfläche des großen Netzes berechnet, 6 *S. mucronata*. Dagegen brachten Fänge aus 50 und 20 m keine Salpen. Daraus ist zu schließen, daß die hier gefangenen Salpen aus Tiefen von 100—50 m stammen müssen, also in Wasser über 20° gelebt haben. Auf Station 200 brachte der Fang mit dem mittleren Planktonnetz 1 *Salpa pinnata* und 3 *S. mucronata*. Die an selber Stelle gemachten Schließnetzfänge von 100—80 und 80 bis 60 m hatten keine Salpen, ebensowenig aber die Planktonfänge aus 50, 20 m und der Oberflächenfang. Die Salpen werden also ungefähr aus Tiefen von 60—50 m stammen. Auf

1) Den Fang von dieser Station erhielt ich erst, als die Arbeit schon im Druck war, er konnte aber noch auf Taf. XXX [VI] nachgetragen werden.

Station 236 brachte der Schließnetzfang von 120—100 m 1 *S. mucronata*, der Planktonfang aus 200 m aber 27 *S. mucronata*, so daß scheinbar zwischen 120 und 200 m sich noch eine größere Zahl aufgehalten haben. Dem widerspricht aber der Fang mit dem mittleren Planktonnetz aus 100 m, der 7 *S. mucronata* oder, auf das große Planktonnetz berechnet, 42 Individuen der Salpe fing, so daß man eben annehmen muß, daß die Hauptmenge der *S. mucronata* oberhalb 100 m sich befunden hat. Der 50 m-Fang mit dem mittleren Planktonnetz fing aber kein Exemplar dieser Salpe. Man wird also annehmen müssen, daß *S. mucronata* an dieser Station zwischen 100—50 m häufiger war, seltener dagegen unter 100—120 m. Sie würde demnach in Wasser über 20° vorzugsweise gelebt haben. Auf Station 239 brachte das Schließnetz *S. mucronata* aus 120—105 m, dann von 100—80 m 2 Exemplare. Das mittlere Planktonnetz hatte aus 100 m 2 Exemplare und aus 50 m 1 Exemplar. Die Salpen sind wohl von oben bis 120 m ziemlich gleich verteilt gewesen in dem Wasser von über 20° C. Auf Station 67 brachte das große Planktonnetz 1 *S. fusiformis* und 3 *S. mucronata* aus 200 m, während der Schließnetzfang aus 200—100 m keine Salpen enthielt. Das Material dürfte daher aus 100—0 m stammen, also aus Wasser von 20 und mehr Grad.

Die eben benutzten Zahlen aus den Planktonnetzen finden sich in folgender kleinen Tabelle zusammengestellt, ferner sind darin noch einige Stufenfänge aufgenommen. Auf Station 183

Planktonfänge	Station	Tiefe	*mucronata*	*pinnata*
	182	200—0	6 + 1	
		100—0	— 1	
	183	100—0	4 + 1	
		50—0	2 —	
	215	200—0	5 + 4	
		100—0	— 1	
	236	200—0	26 + 1	
		100—0	5 + 2	
		50—0		3 —
	239	100—0	— 2	
		20—0	— 1	
	240	100—0	6 —	
		50—0	2 —	

fing das mittlere Planktonnetz aus 100 m 5 *S. mucronata*, aus 50 m nur 2, so daß sich zwischen 50—100 m noch 3 Salpen befunden haben werden, also bis 100 m in Wassertemperaturen über 20° C sich diese Salpe überall fand.

Station 215 hatte im großen Planktonnetz aus 200 m 9 *S. mucronata*, aus 100 m mit dem mittleren Netz 1 oder, auf das große Netz berechnet, 6 Individuen. Es können von 0—100 m 6, von 100—200 m oder wenigstens unter 100 m noch 3 Exemplare dieser Salpe gewesen sein, von denen die am tiefsten lebenden vielleicht im Wasser von etwas weniger als 20° sich fanden. Station 240 lieferte bis 100 m 6, bis 50 m 2 *Salpa mucronata*, also von 50 bis 100 m ungefähr 4, die alle in Wasser von mehr als 20° lebten.

Aus dieser Betrachtung zeigt sich, daß sich *Salpa mucronata* meist nur bis zu geringen Tiefen im Wasser aufhält, die kaum mehr als 100 m betragen. Nur 1 Exemplar ist in einem Schließnetzfang von 200—400 m erbeutet worden. Aber auch in letzterem Falle kann sie noch in Wasser von ungefähr 16° gelebt haben und dicht unter 200 m gefangen sein.

Ein ganz ähnliches Resultat erhielt ich aus Fängen der Plankton-Expedition. Dort wurden an einer Stelle 3 Stufenfänge aus 200, 100 und 40 m mit dem großen Planktonnetze gemacht

(1a, S. 48). Davon erhielt der Fang 0—40 m keine Salpen, zwischen 40—100 m befanden sich 12 *S. mucronata*, und der 200 m-Fang hatte 18 *S. mucronata*, 7 *fusiformis* und 1 *cylindrica*.

Es werden also von 100—200 m gelebt haben 9 *S. mucronata*, 7 *fusiformis* und 1 *cylindrica*. Wie weit sie unter 100 m gegangen sind, ist nicht anzugeben. In den Tiefen von 200 m würden sie nach KRÜMMEL ungefähr eine Temperatur von 12° C (12, S. 59) gefunden haben, während in 100 m die Temperatur noch 25,3° betrug und an der Oberfläche 25,8°.

Auch die früher angeführten Fänge von SCHOTT (1a, S. 48) zeigten, daß die Salpen, *S. mucronata*, sich am häufigsten zwischen 50 und 100 m hielten und an den untersuchten Stellen einmal zwischen 15—17,5° C im Indischen Ocean, dann auf der Agulhasbank zwischen 10—11° C, Temperaturen, die ich dem Atlas von SCHOTT (10, Taf. X, XI) entnehme. Daß *S. mucronata* aber die Oberfläche nicht meidet, zeigen die Oberflächenfänge unserer Expedition (Tabelle S. 257—260.)

S. mucronata ist wegen ihrer Häufigkeit besonders gut geeignet, Fragen allgemeinerer Natur zu prüfen. Die größeren und gegenüber *mucronata* selteneren Salpen sind schwieriger zu prüfen, da sie von den Netzen nicht mit solcher Regelmäßigkeit gefangen werden. Auch war die Fangfähigkeit unserer Netze so verschieden, daß man ihre Fänge nicht gut vergleichen kann; das Vertikalnetz fängt sehr verschieden, je nachdem es mit Gaze 15 oder mit dem weiten Netz bezogen war, namentlich da durch das weitmaschige Netz die meisten Salpen hindurchgegangen sein müssen. Aus der Tabelle S. 257—260 zeigt sich aber, daß die meisten Salpenarten in Fängen vorhanden waren, die aus großen Tiefen bis zur Oberfläche gemacht waren, als auch in direkt an der Oberfläche ausgeführten Fängen. So ist z. B. *S. pinnata* gefangen worden

auf Station	46	aus	3000—0	m
„ „	50	„	4000—0	„
„ „	74	„	3000—0	„
„ „	198	„	520—0	„
„ „	213	„	2000—0	„
„ „	214	„	2000—0	„
„ „	239	„	1500—0	„

aber

auf Station	15	von der	Oberfläche	
„ „	179	„	„	„
„ „	200	„	100—0	m
„ „	236	„	50—0	„

also von den obersten Wasserschichten, so daß die Tiefenfänge keinen Anhalt geben, daß diese Salpen auch wirklich in tieferen Schichten gelebt haben.

Andere Salpen sind aber nur vermittelst des Vertikalnetzes, das aus größeren Tiefen bis zur Oberfläche gezogen wurde, gefangen worden, wodurch ja aber auch nicht der Beweis erbracht ist, daß sie in der Tiefe gelebt haben. So wurde *S. virgula* nur in Vertikalnetzzügen von höchstens 4000 und wenigstens 1900 m bis 0 m erbeutet, *S. hexagona* aus 2500 m im Maximum bis 1300 im Minimum, *S. Picteti* 2400 im Maximum, 1600 im Minimum, *S. Henseni* 2400 im Maximum, 1000 im Minimum. Es sind dieses alles seltenere Arten, die die großen Vertikalnetze fingen und die ihrer Seltenheit wegen in den kleinen Netzen fehlten. Nach Taf. XXXI [VI]

würde *S. Henseni*, wenn das Vertikalnetz sie aus der größten Tiefe, bis zu welcher es hinabgelassen wurde, gefangen hätte, meist in Temperaturen zwischen 0—5° C gelebt haben, und nur einmal in Wasserschichten von 5—10° C.

Die Möglichkeit, daß die Warmwassersalpen in größere Tiefen hinabsteigen, ist ja gegeben, die Wahrscheinlichkeit, daß sie es thun, aber sehr gering. Es wäre dann gar nicht zu verstehen, warum die meisten Salpen nicht weiter polwärts gehen, als da, wo sie durch Strömungen in kühleres Wasser getragen werden. Sie vermögen hier wohl auch noch zu vegetieren, zum Leben bedürfen sie aber höherer Temperaturen. Die an kaltes Wasser angepaßte *S. fusiformis* forma *echinata* steigt aber auch in größere Tiefen hinab, da für sie die niedere Temperatur in der Tiefe keine Schranke ist.

Die Nahrung der Salpen, bestehend aus Peridineen, Diatomeen und anderen kleinen und kleinsten Organismen des Planktons, mit welchen der Darm meist ganz angefüllt ist, deutet auch darauf hin, daß die Salpen in nahrungsreichen Schichten im Meere leben müssen, und dieses sind die oberen, stärker durchleuchteten Schichten. Sehr schnell unter 100, noch mehr unter 200 m nimmt die Dichte des Planktons ab, so daß der Nahrungserwerb mit Zunahme der Tiefe sich immer schwieriger gestaltet. Allerdings scheint die vertikale Verteilung des Planktons in der Antarktis nicht so ungünstig für die Salpen zu sein. So brachte auf Station 152 eine Schließnetzserie aus

0—20 m	136 ccm Plankton	60— 80 m	58 ccm Plankton
20—40 „	100 „ „	80—100 „	23 „ „
40—60 „	72 „ „		

Aehnlich reich waren die Fänge in den oberen Schichten auf Station 145. Dort fand sich zwischen 100—200 m nur noch 1 ccm Plankton im Fang.

In einer Schließnetzserie auf Station 169 fanden sich

0—20 m	2 ccm	60— 80 m	14 ccm
20—40 „	10 „	80—100 „	2 „
40—60 „	9,5 „	300—400 „	1,5 „

Also unter 80 m nur noch äußerst wenig. Auf Station 229 war sogar von 40 m an das Volumen an Organismen sehr klein.

Das Resultat des Untersuchung würde sein:

Nur *Salpa fusiformis* forma *echinata* als Kaltwasserform (auch *magalhanica*?) steigt in größere Tiefen hinab, während die übrigen Warmwasserarten Oberflächentiere sind, wenigstens kein Beweis vorliegt, daß sie auch in größeren Tiefen leben.

IV. Verteilung der Salpen.

Zur Untersuchung der Verteilung der Salpen muß ich mich auf die Resultate der quantitativen Planktonnetze beschränken. Verwendet ist das große Netz mit $^1/_{10}$ qm Einflußöffnung und das mittlere, dessen Oeffnung nur $^1/_6$ so groß war. Die Resultate der Vertikalnetze kann ich nicht verwenden, da 1) drei verschieden große Netze verwendet wurden, eine Umrechnung würde dafür noch möglich sein, 2) die Netze mit sehr verschieden weiten Stoffen bezogen waren, so

daß bei den weiteren Gazen kleine Salpen durch die Netzmaschen gehen mußten, und 3) bei den zum Teil überaus großen und mannigfaltigen Fängen wohl nicht alle Salpen ausgesucht werden konnten. Alle diese Nachteile fallen bei den quantitativen Netzen fort, trotzdem zwei Größen davon verwendet wurden, deren Fangfähigkeit sich wie 1 : 6 verhielt. Um die Zahlen miteinander vergleichen zu können, habe ich alle Fänge auf das mittlere Netz umgerechnet. Durch die Division ergaben die Fänge mit dem großen Netz Brüche, die abgerundet wurden oder, falls sie weniger als 1 betrugen, mit —1 bezeichnet wurden. Ich habe, wie gesagt, alle Zahlen für das mittlere Netz umgerechnet. Wäre ich umgekehrt verfahren, so würden alle Fänge mit dem mittleren Netz, die 0 Salpen enthielten, auch bei der Multiplikation mit 6 wieder 0 Salpen ergeben, während, wenn das 6mal so viel fangende große Netz benutzt worden wäre, dieses eventuell Salpen an den betreffenden Stellen gefangen haben würde, Es würde dadurch scheinbar eine größere Unregelmäßigkeit zu stande kommen. Eine Nebeneinanderstellung einiger Zahlen wird das zeigen:

		auf das mittlere Netz,	auf das große Netz berechnet
Station 168	Großes Netz	0	0
„ 169	Mittleres „	1	6
„ 170	„ „	0	0
„ 171	„ „	0	0
„ 172	Großes „	4 (eigentlich $3^1/_2$)	21
„ 174	„ „	6 („ $5^1/_2$)	33
„ 175	Mittleres „	0	0

In der folgenden Tabelle sind alle Stationen aufgeführt, an denen mit quantitativen Netzen gearbeitet worden ist, auch wenn keine Salpen gefangen sind. Außer *Salpa mucronata* sind die

Station	Tiefe m	*Salpa mucronata* greg.	sol.	Station	Tiefe m	*Salpa mucronata* greg.	sol.	Station	Tiefe m	*Salpa mucronata* greg.	sol.
14	200—0	—1	.	149	200—0	.	.	228	100—0	.	.
32	200—0	.	.	158	30—0	.	.	231	200—0	.	.
39	200—0	—1	.	160	14—0	.	.	232	100—0	.	.
41	200—0	1	.	161	70—0	.	.	233	15—0	.	.
43	200—0	11	1	164	27—0	.	.	234	15—0	.	.
46	200—0	1	.	166	30—0	.	.	235	50—0	1	.
48	200—0	.	.	168	200—0	.	.	236	200—0	4	—1
49	200—0	.	.	169	50—0	1	.	237b	100—0	1	.
55	200—0	—1	.	170	100—0	.	.	238	100—0	.	.
58	200—0	.	.	171	100—0	.	.	239	100—0	.	2
64	200—0	.	.	172	200—0	4	.	240	100—0	6	.
67	200—0	—1	.	174	200—0	6	.	245	100—0	2	.
68	140—0	.	.	175	100—0	.	.	250	100—0	.	.
72	200—0	2	.	181	50—0	6	.	251	100—0	.	.
77	18—0	.	.	182	200—0	1	—1	252	100—0	.	.
83	200—0	.	.	183	100—0	4	1	256	100—0	.	1
86	200—0	.	.	185	100—0	1	1	258	100—0	16	2
90	200—0	.	.	186	100—0	48	3	259	100—0	6	.
93	90—0	.	.	190	200—0	1	—1	261	100—0	.	.
93b	10—0	.	.	198	100—0	68	3	267	100—0	.	.
106	80—0	.	.	200	100—0	3	.	268	200—0	.	.
108	100—0	.	.	207	100—0	12	.	269	100—0	46	4
114a	15—0	.	.	215	200—0	1	—1	270	50—0	.	1
114b	10—0	.	.	218b	18—0	13	.	271	100—0	1	.
117	200—0	.	.	220	200—0	9	.	272	50—0	.	2
123	200—0	.	.	221	100—0	.	.	273	100—0	.	1
127	200—0	.	.	226	200—0	1	—1	274	100—0	.	1
139	200—0	.	.	227	100—0	14	.				

größeren *Salpa pinnata, floridana, fusiformis, amboinensis* je 1—3mal gefangen worden. Ich habe sie aus der Tabelle fortgelassen, da die vereinzelten Fänge doch kein Bild ihrer Verteilung geben können, sie sind zum Teil zu groß, zum Teil zu selten, um regelmäßig mit den quantitativen Netzen erbeutet zu werden. Sie finden sich in der Tabelle S. 257—260 angeführt.

Die in der Tabelle gegebenen Zahlen sind als Kurven auf Karte Taf. XXXII [VII] dargestellt. Durch einen Punkt sind die Stationen bezeichnet, auf welchen Salpen mit anderen Netzen als quantitativen erbeutet wurden.

Die Voraussetzung der quantitativen Untersuchung ist, daß das Plankton gleichmäßig genug verteilt sein muß, um aus wenigen Fängen Schlüsse auf größere Meeresflächen zu ziehen. Was vom Plankton im allgemeinen gilt, gilt auch für die einzelnen Komponenten, in unserem Falle die Salpen. Eine gleichmäßige Verteilung können wir nur erwarten da, wo die hydrographischen Verhältnisse die gleichen bleiben; wo diese sich wesentlich ändern, werden die Organismen eine Reaktion auf die Aenderung zeigen müssen.

Da, wie wir oben gesehen haben, *Salpa mucronata* eine Warmwasserform ist, können wir sie nicht in dem kühlen Benguelastrom und in der Antarktis zu finden erwarten und daher nicht von einer Ungleichmäßigkeit des Auftretens reden, weil sie hier fehlt.

Aber auch nicht in den Warmwassergebieten findet sich *S. mucronata* überall und in derselben Anzahl. Wir werden daher zu untersuchen haben, ob die Art der Verteilung aus den hydrographischen Befunden zu deuten ist.

Wie ich schon früher (1a, S. 51) hervorhob, sind die Salpen für solche Untersuchungen möglichst ungeeignet. Denken wir, daß unsere Salpe mathematisch gleichmäßig verteilt wäre, so müßte diese Gleichmäßigkeit sofort gestört werden, wenn z. B. eine solitäre Salpe eine kleine Kette von ihrem Stolo abstoßen würde.

Die solitäre Form ist in 18 Fängen enthalten mit 28 Individuen. Die Zahlen in den einzelnen Fängen schwanken zwischen 0 und 4. Die Zahlenreihe, wie sie aus der Tabelle für diese Form zu entnehmen ist, zeigt eine Gleichmäßigkeit, die in Erstaunen setzen muß, und namentlich darum, weil die Verteilung so gleichmäßig ist, unbekümmert um einen Wechsel in den hydrographischen Verhältnissen.

Die höheren Zahlen, also die Erhebungen auf Kurve Taf. XXXII [VII] fallen der gregaten Form zur Last. Zum Teil sind sie, wie schon gesagt, durch die Art der Fortpflanzung zu erklären. So konnte ich für den Fang Station 198 „68 ganz junge, wahrscheinlich zu einer Kette gehörige“ Individuen notieren; ein Gleiches gilt von den Exemplaren auf Station 186. In anderen Fällen kann ich das nicht so sicher behaupten, da ich bei der Untersuchung der Salpen nicht auf die Zusammengehörigkeit der einzelnen Individuen in dem einzelnen Fange zu Ketten geachtet habe. Zur Erklärung der Verteilung, wie wir sie vorgefunden haben, bleiben von den hydrographischen Verhältnissen nur die Strömungen, da die Temperatur und der Salzgehalt nur wenig Unterschiede zeigen. Nach Taf. XXX [V] fand sich *S. mucronata* bei Temperaturen von über 20° C, bei etwas kühleren da, wo ein warmer Salpen führender Strom sich allmählich abkühlt. Der Salzgehalt zeigt ganz geringe Schwankungen. Auf Taf. XXX [V] ist die Isohaline von 35 ‰ eingetragen. Nur ein größeres Gebiet bleibt unter diesem Salzgehalt, der nordöstliche Teil des Indischen Oceans, in dem der Salzgehalt bis 33 ‰ sinkt. Diese Schwankung im Salzgehalt spielt keine Rolle, wie wir aus der Verteilung der Salpe Taf. XXXII [VII] sehen. Nur, wo durch

einströmendes Süßwasser, wie am Kongo das Wasser auf eine Strecke hin stärker ausgesüßt ist, fehlt die Salpe. Wenden wir uns zu den Strömungen. Zum ersten Male finden wir eine größere Zahl der Salpe auf Station 43, nördlich und südlich dieser Station nur geringere Mengen (man muß allerdings bedenken, daß die Oeffnung des Netzes nur 155 qcm, also ca. $^1/_5$ der Seite der Ergebnisse ist). Diese Station liegt im Guineastrom, der als Kompensationsstrom aus Nord- und Südäquatorialstrom besonders reich an Organismen in den obersten Wasserschichten ist. Auch weiterhin im Busen von Guinea fand sich die Salpe, bis südlich vom Kongo, soweit die warmen Temperaturen reichten.

Wiederum größere Mengen sehen wir nordöstlich von Neu-Amsterdam in dem stromlosen Gebiet auftreten. Diese Salpen stammen, wie ich glauben möchte, aus den Ausläufern des Moçambiquestromes. Auf der Agulhasbank war die Salpe sehr selten, sobald wir aber bei Port Elizabeth, südlich davon und am Südrande der Bank die warmen Fluten dieses Stromes spürten, trat unsere Salpe in großer Zahl auf. Durch die Westwindtrift wird der Strom nach Osten abgelenkt, und mit ihm gelangen die Salpen mit dem sich mehr und mehr abkühlenden Wasser nach Osten, auf 40° O. L. sind sie schon, wie die Textkarte Fig. 9 (S. 272) zeigt, gefunden worden. Wenn wir sie nicht südlich von St. Paul fanden, so liegt das darin, daß sie in dem kühlen Wasser sehr spärlich sind. Nach Norden, dann nach Westen umbiegend, umzieht der Strom die Stromstillen des Indischen Oceans nördlich von Neu-Amsterdam. Hier wird die Salpe, ähnlich wie das Sargassum in der Stromstille des Atlantischen Oceans, in größeren Mengen angehäuft.

Im nördlichen Indischen Ocean liegen die Maxima der Salpenverteilung in dem zwischen Nord- und Südäquatorialstrom befindlichen Gegenstrom, der dem Guineastrom des Atlantischen Oceans entspricht, und da, wo dieser Strom auf die Küste trifft. Letzteres trifft einmal an der Küste Ostafrikas, dann bei Sumatra zu. (Vergl. die Strömungskarte bei Schott, 10, Taf. XXXIX.) Es ist derselbe Vorgang, wie wir ihn im Atlantischen Ocean bei den Hebriden haben, wo im Juli-August unsere Salpe sich in Unmengen findet (1a, S. 54 f.), mit dem Golfstrom aber auch noch weiter bis Norwegen hinauf geführt wird. Vielleicht ist auch das Maximum auf Station 218b (Suadiva-Atoll) durch passiven Landeinfluß zu erklären. Bei Sumatra findet sich zwischen den beiden Maxima ein Minimum auf Station 190. Wie die Nebenkarte auf Taf. XXXII [VII] zeigt, liegt diese Station innerhalb der dieser Küste vorgelagerten Inselreihe, gleichsam als ob die Salpen durch die Inseln zum größten Teile zurückgehalten werden. Daß diese Maxima aber auch durch die Art der Fortpflanzung bei den Salpen hervorgebracht sein können, habe ich schon oben erwähnt.

Das letzte Maximum im Golf von Aden würde wieder auf passiven Landeinfluß zurückzuführen sein. Das Plankton im allgemeinen zeigte hier eine ganz auffallende Aenderung, als wir, von Süden kommend, das Cap Guardafui umfuhren, worüber ich später zu berichten haben werde.

Als Gründe für die größere Häufigkeit der *S. mucronata* an gewissen Stellen konnte ich mehrere anführen: einmal den passiven Landeinfluß, dann die Kompensationsströme und schließlich in einem Falle die Stromstille.

Weiter unten wende ich auf diese Verhältnisse noch einmal im Zusammenhange eingehen.

Die nächsthäufige Salpe ist *S. fusiformis*. Aus der Tabelle sehen wir, daß sie namentlich häufig war im Guineastrom, dann war sie wieder zahlreicher von Station 83—88, also in der

Stromstille des südatlantischen Oceans am linken Rande des Benguelastromes. Man könnte diesen Vorgang der Ansammlung an der Stromgrenze als eine „Selbstreinigung“ des Stromes bezeichnen. Ferner sehen wir diese Salpe wieder regelmäßiger und häufiger im Gegenstrom des Indischen Oceans auftreten, seltener, aber doch deutlich an der ostafrikanischen und sumatraischen Küste. Allerdings und nicht korrespondierend mit *S. mucronata* auch östlich und südwestlich von Ceylon.

Wie ich schon früher (1a, S. 54 ff.) hervorhob, glaube ich, daß die größeren Mengen nicht zufällige Erscheinungen sind, sondern daß wir es mit ganz gesetzmäßigen Vorkommnissen zu thun haben. Dem würde allerdings das massenhafte Vorkommen der *Salpa flagellifera* im südatlantischen Ocean zu widersprechen scheinen (siehe Taf. XXXII [VII]).

Auf Station 83 fand sich diese Salpe schon sehr häufig in einem Oberflächenfange.

Bei Station 86 sahen wir im Wasser eine gelbgrüne Wolke, die ungefähr Schiffslänge hatte, aber nur halb so breit an der breitesten Stelle war. Die Wolke bestand aus *S. flagellifera*, die das Wasser so erfüllte, daß außer ihr sich keine Organismen fanden, selbst nur wenig Wasser zwischen den einzelnen Individuen vorhanden war, so daß thatsächlich der Ausdruck Tierbrei hier am Platze war. Die Individuen waren die solitäre Form und alle von ungefähr der gleichen Größe von 14 mm.

Auf Station 87 brachte ein Oberflächenfang über 2000 Individuen, davon waren $^3/_4$ solitäre und $^1/_4$ gregate Form; unter ersterer fanden sich zwei Größen, wenige (60) von 14 mm, 1600 von 5—6 mm Länge. Auf Station 88 fanden sich noch in zwei Vertikalnetzzügen 15 Exemplare, davon 5 gregate und 10 solitäre Form.

An Station 90 vor Kapstadt endlich waren noch 5 solitäre Individuen in einem Oberflächenfange. An Station 85 und 89 war diese Salpe nicht vorhanden.

Von Station 86—88 würde die Salpe ununterbrochen zu finden gewesen sein, also auf eine Strecke von ca. 200 Seemeilen (= 375 km) oder auf eine Entfernung wie von Kiel bis Leipzig oder von Neapel bis ungefähr Florenz. Auf dieser Strecke war bei Station 86 die Dichte des Vorkommens so groß, daß ihre Massen direkt im Wasser zu sehen waren, auf Station 87 wurde sie ebenfalls massenhaft gefangen, verfärbte aber nicht mehr das Wasser.

In Bezug auf Salpen gehört die Strecke von Station 83—88 zu den interessantesten der ganzen Fahrt, so daß wir etwas länger bei den hier gemachten Fängen verweilen müssen.

Lokale Ansammlungen von Tieren einer Art neben von denselben Tierarten unbewohnten oder schwach bewohnten Meerstrecken hat man früher als „Schwärme“ bezeichnet (1a, S. 54) und sie für eine regellose Erscheinung gehalten. Zum ersten Mal konnte ich dann über einen solchen „Salpenschwarm“ eine Reihe Nachrichten beibringen, die alle an derselben Stelle (den Hebriden) und zu derselben Jahreszeit den „Schwarm“ verzeichnen. Ich kam zu dem Schlusse, daß viele der als Schwärme gedeuteten lokalen Ansammlungen von Salpen nicht Schwärme, also regellose Erscheinungen sind, sondern ganz gesetzmäßig alljährlich zur selben Zeit am selben Orte erscheinen, und hatte diese gesetzmäßigen Ansammlungen von Salpen als „Produktion“ bezeichnet (Ia, S. 56), ein Ausdruck, der unglücklich gewählt war und zu Mißverständnissen Veranlassung gab, da man aus dem Ausdruck Produktion entnahm, daß die Zeugung der Massen an Ort und Stelle stattgefunden habe. Dieser Sinn hat mir bei Wahl des Ausdruckes „Produktion“ ferngelegen.

Später hat DAHL (14, S. 123) die gleichen Beobachtungen über *Pelagia* gemacht; auf seiner Hin- und Rückreise nach resp. vom Bismarck-Archipel (Ralum) fand er östlich von Sokotra dreimal an je derselben Stelle Pelagien in großen Mengen.

Ich habe dann in Zweifel gezogen, ob Schwärme in dem früheren Sinne überhaupt existieren; aus Mangel an Beobachtungen wird man vorläufig noch solche Ansammlungen als Schwärme bezeichnen müssen. So halte ich auch das Vorkommen der *S. flagellifera* in den oben erwähnten Teilen des südlichen Atlantischen Oceans für ein gesetzmäßiges. Vielleicht, daß sie hier nur zu bestimmten Zeiten im Jahre vorkommt, so daß sie bisher hier nicht beobachtet ist.

Die Salpen fanden sich zahlreich an dem Westrande des Benguelastromes (Taf. XXXII [VII]), in geringer Anzahl (Station 88 und 90) in diesem Strome. Ich gebrauchte oben den Ausdruck „Selbstreinigung des Stromes" und glaube auch in diesem Falle die Erklärung darin zu finden. Die Strömung schiebt in ihr treibende Körper, also auch Organismen, nach ihren Rändern ab, reinigt sich also davon und lagert die Körper an ihrem Rande in der Stromstille ab. Organismen mit nicht besonders großer Eigenbewegung werden sich hier zu Ansammlungen zusammenfinden. MEISENHEIMER (15, S. 69) erwähnt dieselben Stationen am Westrande des Benguelastromes als besonders reich an Pteropoden.

Auffallend bei unserer Salpe ist noch das Verhältnis der geschlechtlichen zur ungeschlechtlichen Form: Station 86 nur große solitäre Formen, Station 87 große und zahlreiche kleine solitäre und zahlreiche gregate Formen, Station 88 beide Formen, Station 83 aber nur solitäre. Also im Verlauf der Strömung im Süden beide Formen, weiter nördlich nur die ungeschlechtliche, aber geschlechtlich erzeugte Form. Dieses eigenartige Verhalten vermag ich nicht zu deuten. Jede gregate *Salpa flagellifera* entwickelt zur Zeit nur eine solitäre Salpe, man müßte annehmen, daß beide Formen in gleicher Zahl sich finden würden, oder daß die gregate Form häufiger ist, wenn die solitären Individuen größere Ketten abstoßen. Ein Ueberwiegen der solitären Form ist schwer zu verstehen. Auf Station 86 fand sich aber nur die solitäre Form. Die Kettenform muß doch auch in so großen Mengen vorhanden gewesen sein, um die große Zahl solitärer Individuen zu erzeugen.

Am 22. April trafen wir östlich der Meerenge von Gibraltar auf Massen von *Salpa maxima* und einer *Cyclosalpa (pinnata?)*, von ersterer konnten einige Exemplare gekätschert werden, letztere erhielten wir vom fahrenden Schiff nicht, daher ich die Art unbestimmt lassen muß, wenn es auch sehr wahrscheinlich ist, daß es sich um *C. pinnata* gehandelt hat. Den ganzen Tag fuhren wir durch dichtere Ansammlungen, die allerdings nicht mit der oben erwähnten von *S. flagellifera* zu vergleichen waren, meterweite Zwischenräume fanden sich zwischen den einzelnen Individuen. Außerhalb der Straße von Gibraltar fanden sich beide Salpen nur spärlich. Ob alljährlich hier zur selben Zeit die genannten Salpen in solchen Mengen vorkommen, vermag ich nicht zu sagen. Die Ausdehnung der Ansammlung allein spricht gegen einen regellosen Schwarm; ich glaube, daß die beiden Salpen für diesen Teil des Mittelmeeres in der betreffenden Zeit charakteristisch waren. Ebensowenig würde ich von einem *Chaetoceras*-Schwarm sprechen, wenn *Chaetoceras* im Frühjahre die westliche Ostsee erfüllt, oder, wie ich schon früher (1a, S. 53) anführte, von einem *Linerges mercutia*-Schwarm, wenn BROOKS (2, S. 145) diese Qualle während 2 Wochen von Cap Hatteras bis zu den Bahama-Inseln beobachtete. „I was surrounded continually, night and day, by a vast army of dark-brown jelly fishes."

Weitere Ansammlungen von Salpen, die als „Schwärme“ gedeutet werden könnten, haben wir auf der Tiefsee-Expedition nicht angetroffen.

Fasse ich noch einmal die Ursachen zusammen, unter denen eine Anreicherung oder **Ansammlung** von Salpen — und das wird auch für alle anderen Planktonorganismen gelten — zu stande kommen. Wie ich oben auseinandergesetzt habe, sind diese Erscheinungen von den Strömungen abhängig.

Organismen — wie auch alle anderen Körper (Baumstämme etc.) — werden, wenn sie in einem Strome treiben, zum Teil nach den Rändern des Stromes getrieben und, wenn sie an die Grenze des Stromes gelangen, in ruhendes Wasser abgelagert, wie ich das bei *Salpa flagellifera* erwähnt habe. Bei Semper (16, S. 133) finde ich die Erscheinung schon beschrieben: „Jedem Seefahrer ist die dadurch bedingte Erscheinung bekannt, daß sowohl die westliche, als auch die östliche Grenze des Golfstromes durch einen breiten Streifen von zusammengehäuften Tangen, Holz, Blättern und anderen Dingen bezeichnet ist.“ Mit Semper nenne ich diese Wirkung des Stromes „Selbstreinigung des Stromes“. Die Ansammlung von Sargassum beruht auf dieser Lebensäußerung des Stromes. Ebenfalls beruht darauf der Reichtum der Kompensationsströme, welche als eine Ergänzung der durch zwei parallele oder in einem spitzen Winkel aufeinander zu fließende Ströme hinweggeführten Wassermassen aufzufassen sind. Solche parallelen Ströme sind der Süd- und Nordäquatorialstrom im Indischen Ocean, und solche unter spitzem Winkel aufeinander treffenden und sich vereinigenden Ströme sind der Nord und Südäquatorialstrom im Atlantischen Ocean. Die betreffenden Kompensationsströme sind die indische Gegenströmung resp. der Guineastrom. Die Kompensation geschieht nicht am Ende des Stromes, resp. wo die beiden Strömungen aufeinander treffen, sondern während des ganzen Verlaufes des Stromes.

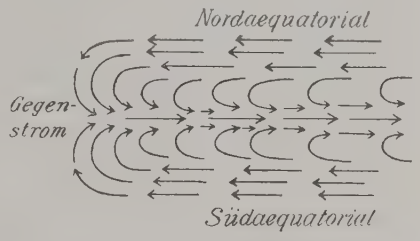


Fig. 15. Bildung des Kompensationsstromes.

Der Reichtum des Kompensationsstromes beruht nun ebenfalls auf der Selbstreinigung der ihn erzeugenden Ströme. Der Nordäquatorialstrom befördert Organismen an seine Ränder, also auch nach Süden, der Südäquatorialstrom schiebt ebenfalls Organismen an seine Ränder ab, also auch nach Norden, so daß aus beiden äquatorialen Strömungen sich die Organismen im Kompensationsstrom (Gegenströmung und Guineastrom) anreichern müssen. Er erhält also außer den in ihm lebenden Organismen fortwährend Zufuhren von beiden Seiten. So erklärt sich ungezwungen der Reichtum des atlantischen Guineastromes und der indischen Gegenströmung.

Der zweite Punkt ist der, wenn eine Strömung auf einen Widerstand stößt, sei es nun eine Küste oder ein anderer Strom, der ihm entgegenkommt. Die Strömung muß ganz oder teilweise abgelenkt werden. So spaltet sich die Westwindtrift an der Südspitze Afrikas, ein Teil fließt als Benguelastrom an der Westküste Afrikas nach Norden, während der andere Teil südlich der Agulhasbank nach Osten weitergeht. In diesen Winkel hinein trifft der Moçambique-Agulhasstrom, der seinerseits nun eine Ablenkung nach Osten erfahren muß. Hier treffen also zwei Strömungen direkt aufeinander. Das Auftreffen einer Kante der Strömung auf Land sehen wir am Golfstrom an der Nordwestseite Schottlands bei den Hebriden. Ein Teil des Stromes trifft auf Land und muß nun ausbiegen resp. seine Bewegung verlangsamen. Mag der Strom oder ein

Teil von ihm nun auf eine andere Strömung oder auf Land treffen, so muß durch Reibung seine Geschwindigkeit gehemmt oder seine Bewegung in der Nähe des Hemmnisses aufgehoben werden, er muß sich „tot laufen“. Hier haben wir dann ruhendes oder schwach bewegtes Wasser, in dem sich die Organismen ansammeln und besonders stark ansammeln, da an der Kante des Stromes noch die Selbstreinigung desselben in Wirkung tritt. Treffen zwei Strömungen nicht direkt aufeinander, sondern fließen sie nebeneinander in entgegengesetzter Richtung hin, so muß ebenfalls durch Reibung ein ruhender Wasserstreifen zwischen ihnen zu stande kommen, der unter dem Namen Stromkabbelung bekannt ist und sich von weitem sichtbar macht durch hüpfende, spitze, pyramidenartige Wellen zwischen den ruhig und glatt hinfließenden Strömen.

Vanhöffen (13) hatte auf die Verhältnisse des Aufstoßens eines Stromes auf ein Hindernis hingewiesen, sucht die Erklärung aber folgendermaßen: „Während das herbeiströmende Wasser nach der Tiefe auszuweichen sucht, wenn es vom Lande aufgehalten wird, können die an der Oberfläche schwebenden Tiere und Pflanzen nicht folgen. So reichert sich das Oberflächenplankton allmählich in den Häfen und Engen an, die eine Strömung berührt.“ Der Reichtum der Häfen beruht wohl auf stärkerer Zufuhr an Nahrungsstoffen (organischen und anorganischen) von der Küste und dem Boden. In engen Buchten mag wohl das Wasser nach der Tiefe ausweichen, in oceanischen Verhältnissen wird es seitlich abfließen.

Beide besprochenen Punkte, die Selbstreinigung der Ströme und die Reibung beim Aufstoßen auf ein Hindernis, haben wir bei der Verteilung der Salpen kennen gelernt und können uns dadurch die Ansammlungen erklären. Wie weit diese Erklärungen für alle Fälle zutreffen, werden die Bearbeitungen anderer Planktonorganismen zeigen müssen.

Benutzte Litteratur.

1a. Apstein, Die Thaliacea der Plankton-Expedition. B. Verteilung der Salpen. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. II, E. a. B., 1894.

1b. — Die Salpen der Berliner zoologischen Sammlung. In: Arch. f. Naturgesch., 1894.

1c. — Salpes d'Amboine. Voyage de MM. M. Bedot et C. Pictet dans l'Archipel malais. In: Revue suisse de Zoologie, T. XII, 1904.

2. Brooks, The genus *Salpa*. In: Mem. from the biolog. Laboratory of the Johns Hopkins University, Vol. II, 1893.

3. Herdman, Report upon the Tunicata. III. In: Rep. on the scientific results of the voyage of H. M. S. „Challenger“, Zoology, Vol. XXVII.

4. Lesson, Centurie zoologique, Paris 1830.

5a. Quoy et Gaimard, Observations sur les Biphores et les Beroes, faites pendant le voyage autour du monde de la corvette „L'Uranie“, commandée par M. Louis de Freycinet. Ann. des Scienc. nat., T. VI, Paris 1825.

5b. — — Dumont d'Urville, Voyage de la corvette „L'Astrolabe“, exécuté par l'ordre du roi, 1826—1834.

6a. Ritter and Byxbee, The pelagic Tunicata in Reports on the scientific results of the expedition to the tropical Pacific in charge of A. Agassiz in the U. S. Fish Commission steamer „Albatross“. In: Memoirs of the Museum of comp. Zool. at Harvard College, Vol. XXVI, No. 5, 1905.

6b. Ritter, The pelagic Tunicata of the San Diego region, excepting the Larvacea. In: University of California Publications, Zoology, Vol. II, 1905.
7a. Traustedt, Bidrag til Kundskab om Salperne. In: Spolia atlantica, Vidensk. Selsk. Skrifter, 6. Raekke, naturv. og math. Afd., Bd. II, 1885.
7b. — Die Thaliacea der Plankton-Expedition. A. Systematische Bearbeitung. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition.
8. Vogt, Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. 2. mémoire: Sur les Tuniciers nageant de la mer de Nice. In: Mém. de l'Institut national genevois, T. II, 1854.
9. Schmidtlein, Vergleichende Uebersicht über das Erscheinen pelagischer Tiere. In: Mitteil. Zoolog. Station Neapel, Bd. I u. II.
10. Schott, Oceanographie und maritime Meteorologie. Dieses Werk, Bd. I, 1902.
11. Fowler, Contributions to our knowledge of the Plankton of the Faeroe Channel, No. 1. In: Proc. of the Zool. Soc. of London, No. 64, 1896.
12. Krümmel, Geophysikalische Beobachtungen der Plankton-Expedition. In: Ergebnisse der Plankton-Expedition.
13. Vanhöffen, Schwarmbildung im Meere. Zoolog. Anz., 1896.
14. Dahl, Die Verbreitung der Tiere auf hoher See. In: Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Phys.-math. Klasse, 1898.
15. Meisenheimer, Pteropoda. Dieses Werk, Bd. IX.
16. Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, Teil II, 1880.
17. Apstein, Die Schätzungsmethode in der Planktonforschung. In: Wiss. Meeresuntersuchungen, Abt. Kiel N. F. Bd. VIII, 1904, S. 114 ff.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Systematik 247
Cyclosalpa 247
1. *Cyclosalpa pinnata* FORSK. 247
2. *C. affinis* CHAM. 247
3. *C. virgula* VOGT 247
4. *C. floridana* APSTEIN 248
Salpa 249
5. *Salpa cylindrica* CUV. 249
6. *S. maxima* FORSK. 249
7. *S. fusiformis* CUV. 249
8. *S. fusiformis* forma *echinata* (HERDMAN) 250
9. *S. amboinensis* APSTEIN 250
10. *S. punctata* FORSK. 251
11. *S. hexagona* QUOY et GAIMARD 252
12. *S. Picteti* APSTEIN 252
13. *S. rostrata* TRAUSTEDT 252
14. *S. asymmetrica* FOWLER 252
15. *S. mucronata* FORSK. 252
16. *S. flagellifera* TRAUSTEDT 253
17. *S. confoederata* FORSK. 255
18. *S. zonaria* PALL. 255
19. *S. Tilesii* CUV. 255
20. *S. magalhanica* APSTEIN 255
21. *S. Henseni* TRAUSTEDT 256
Journal aller Vertikal-, Plankton-, Schließnetz-, Oberflächenfänge mit Salpen und der Individuenzahl der gefischten Salpen nach Arten 256
II. Geographische Verbreitung der Salpen 261
1. *Salpa (Cyclosalpa) pinnata* 264
2. *S. (Cyclosalpa) affinis* 266
3. *S. (Cyclosalpa) virgula* 266
4. *S. (Cyclosalpa) floridana* 266
5. *S. cylindrica* 266
6. *S. maxima* 266
7. *S. fusiformis* 268
8. *S. fusiformis* forma *echinata* 268
9. *S. punctata* 270
10. *S. amboinensis* 270
11. *S. hexagona* 270
12. *S. mucronata* 270
13. *S. flagellifera* 270
14. *S. confoederata* 273
15. *S. zonaria* 273
16. *S. Tilesii* 275
17. *S. Picteti* 275
18. *S. magalhanica* 275
19. *S. asymmetrica* 275
20. *S. rostrata* 276
21. *S. Henseni* 276
III. Vertikale Verbreitung 277
IV. Verteilung der Salpen 281
Litteratur 288

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2999

Tafel XXVI.

(Tafel I.)

Tafel XXVI.

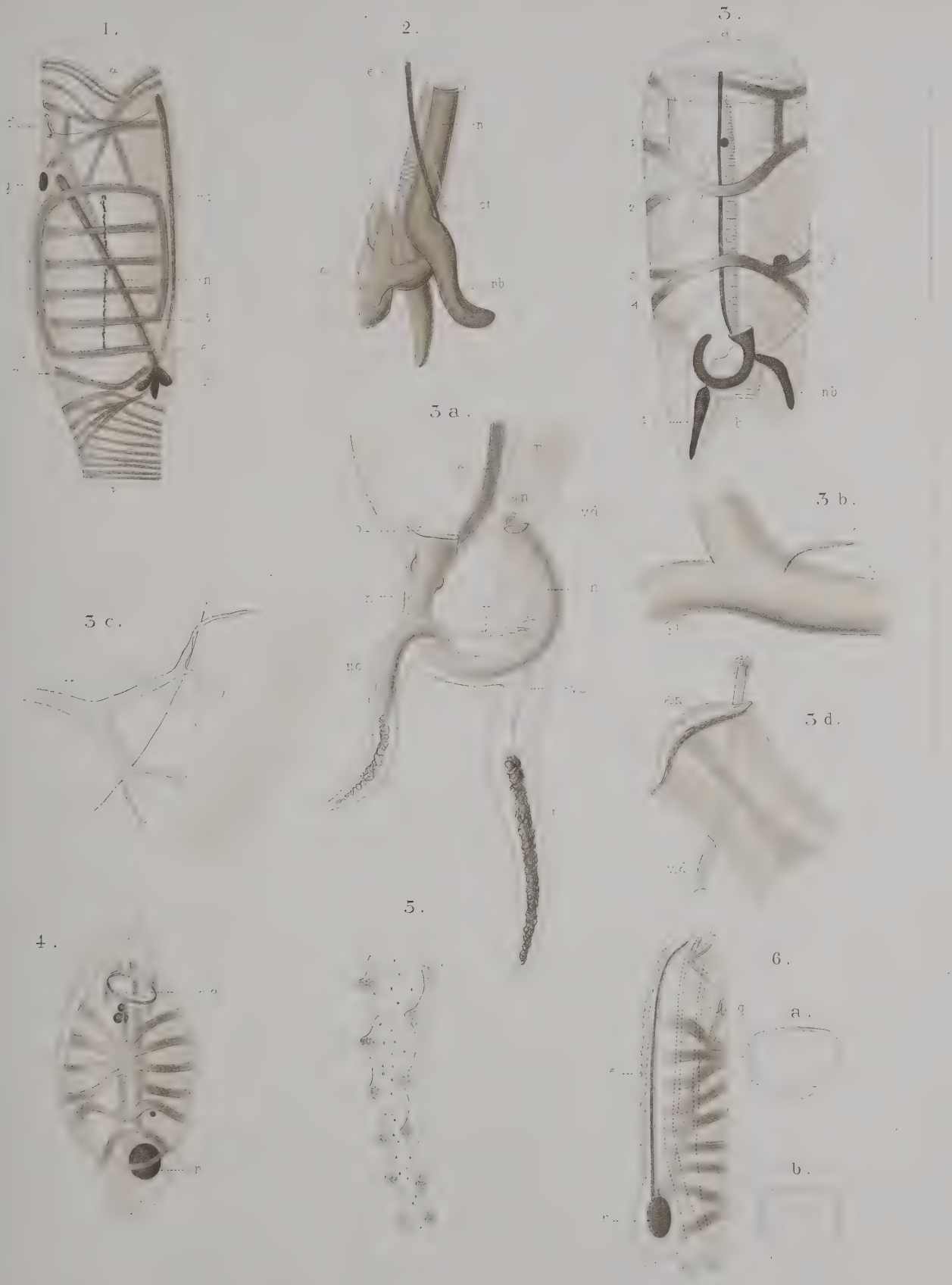
(Tafel I.)

Zeichenerklärung.

a Einströmungsöffnung.	*g* Nervenknoten.	*R* Rückseite.
an After (Anus).	*ga* Pigment des Auges.	*r* Kieme.
b Kloakenöffnung.	*l* Längsmuskel.	*s* Embryo.
B Bauchseite.	*n* Darm oder Nucleus.	*st* Stolo.
e Endostyl.	*nb* Blindsack des Darmes.	*t* Hoden.
f Flimmergrube.	*o* Mund.	*v* Gefäß.
fb Flimmerbogen.	*p* Pigment.	*vd* Vas deferens.

Fig. 1—6.

Fig. 1. *Cyclosalpa virgula* sol., von der rechten Seite. Nat. Größe.
„ 2. „ „ „ Darm und umlagernde Organe von der linken Seite. 6:1.
„ 3. „ *floridana* greg., vom Rücken. 10:1.
„ 3a. „ „ „ Darm mit Hoden. 20:1.
„ 3b. „ „ „ Darmteil, an dem der Blindsack abgeht. 40:1.
„ 3c. „ „ „ Gefäß am Darm. 70:1.
„ 3d. „ „ „ After und Ausmündung des Vas deferens.
„ 4. *Salpa fusiformis* f. *echinata* greg., vom Rücken. 6:1.
„ 5. „ „ „ „ „ Zacken derselben. 50:1.
„ 6. „ „ „ „ sol., von der linken Seite. 2:1.
„ 6a, 6b. Querschnitt derselben.



Gez. v. C. Apstein

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

1-2. Cyclosalpa virgula sol. 3. C. floridana greg.
4-6. Salpa fusiformis f. echinata.

TAF. I

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XXVII.

(Tafel II.)

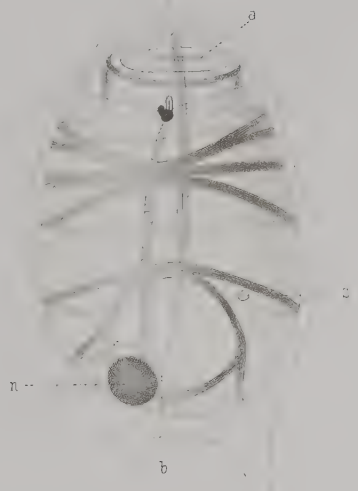
Tafel XXVII.

(Tafel II.)

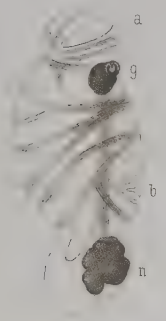
Fig. 7—14.

Fig. 7. *Salpa cylindrica* sol., Verteilung des blauen Pigmentes.
„ 7a. „ „ „ Pigmentfleck, stärker vergrößert.
„ 8. *Salpa amboinensis* greg. 6 : 1.
„ 8a. „ „ Stoloindividuum, zu Fig. 9 gehörig. 20 : 1.
„ 9. „ „ sol., Hinterende vom Bauche. 5 : 2.
„ 10. „ „ „ vom Rücken. 3 : 1.
„ 11. „ „ „ von der rechten Seite. 3 : 1.
„ 12. „ „ „ Nervenknoten und Flimmerorgan. 20 : 1.
„ 13. „ „ „ vom Rücken. 2 : 1.
„ 14. „ „ „ Muskeln (zu Fig. 13). 50 : 1.

8.



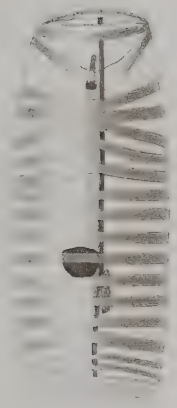
8 a.



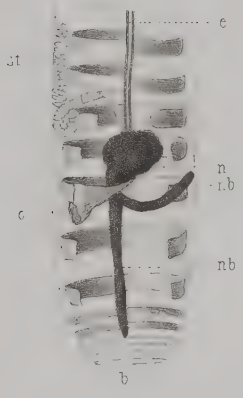
7.

7 a.

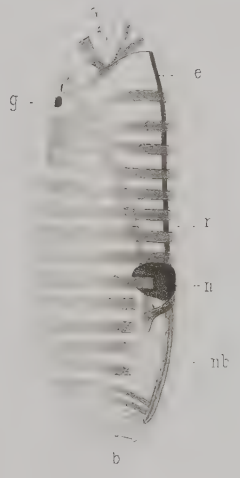
10.



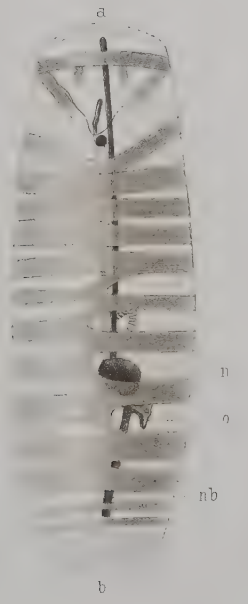
9.



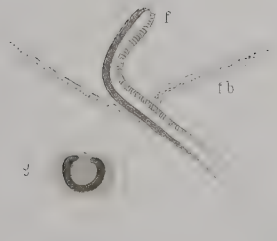
11.



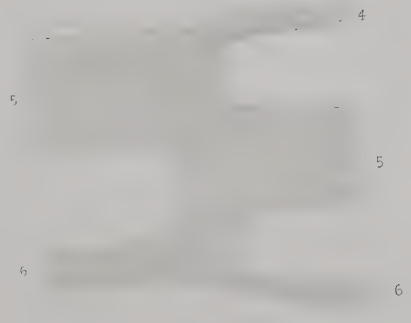
13.



12.



14.



Gez. v. C. Apstein. Lith. Anst. v. A. Gillsch, Jena.

7. Salpa cylindrica sol. – 8–14. Salpa amboinensis, 8. f. greg. 9–14. f. sol.

TAF. II.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XXVIII.

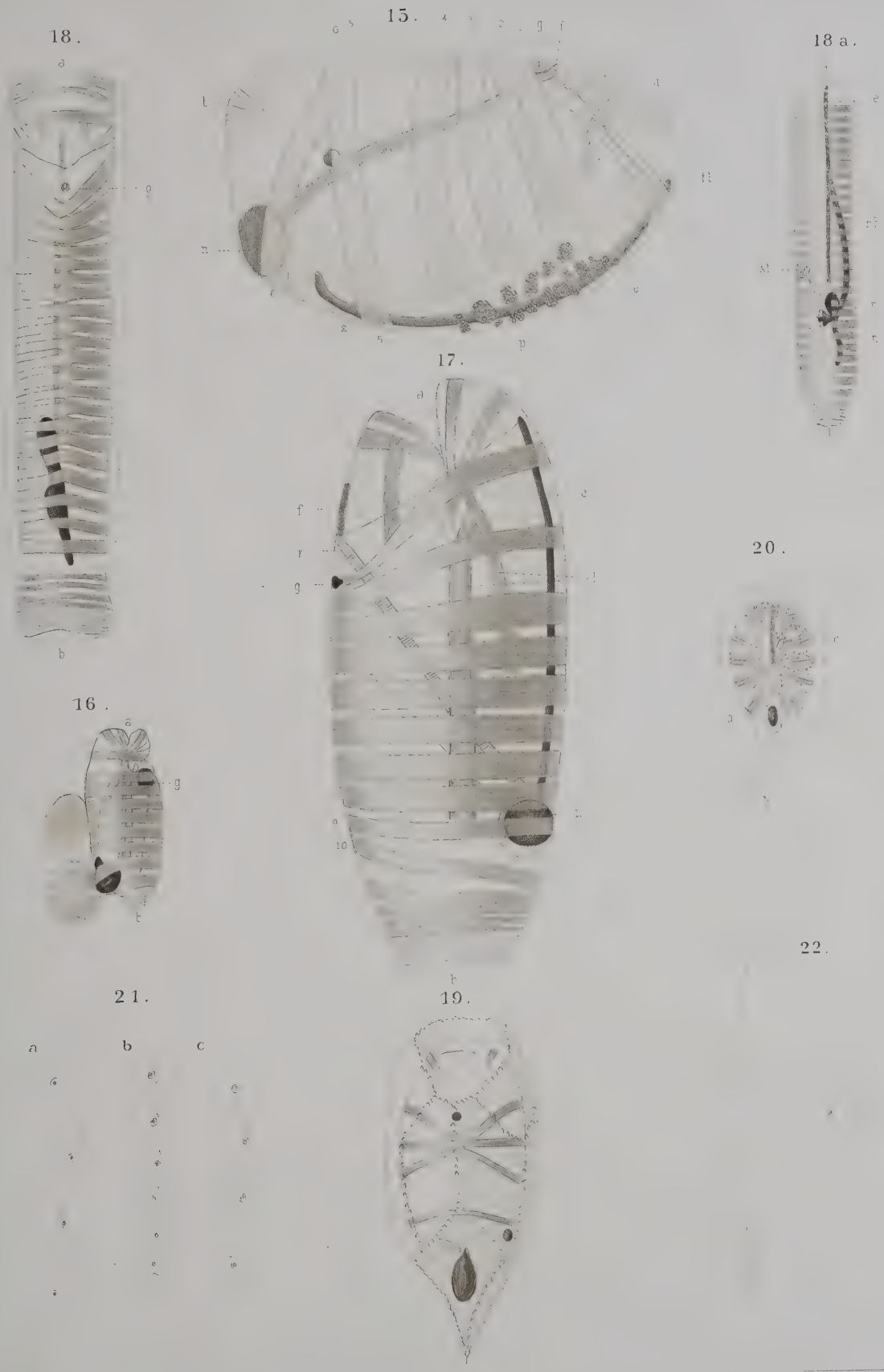
(Tafel III.)

Tafel XXVIII.

(Tafel III.)

Fig. 15—22.

Fig. 15. *Salpa punctata* greg. 8:1. *1—6* Muskeln.
„ 16. „ „ Embryo. 13:2.
„ 17. „ „ sol., von der rechten Seite. 2:1.
„ 18. „ *Picteti* sol., vom Rücken. 2:1.
„ 18a. „ „ „ vom Bauche. 1:1.
„ 19. „ *mucronata* greg., mit Zackenreihen. 13:1.
„ 20. „ „ „ mit Zacken. 20:1.
„ 21. „ „ „ Zacken vergrößert. 270:1.
„ 22. „ „ „ Zacken noch stärker vergrößert. 700:1.



Gez. v. C. Apstein

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

15-17. Salpa punctata. - 18. Salpa Picteti sol.
19-22. Salpa mucronata.

TAF. III

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XXIX.

(Tafel IV.)

Tafel XXIX.

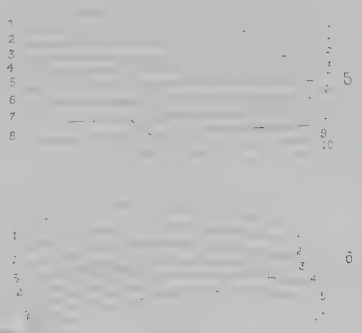
(Tafel IV.)

Fig. 23—29.

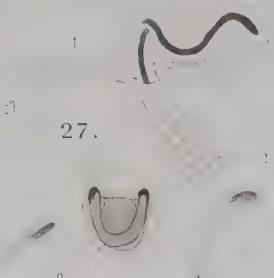
Fig. 23. *Salpa mucronata*, Teil eines Körpermuskels. 140 : 1.
„ 24. „ „ sol., Verschmelzung von Muskelbändern zwischen 5. und 6. Muskel.
„ 25. „ *magalhanica* greg., vom Rücken. 4 : 1. *1—5* Muskeln.
„ 25a. „ „ „ vom Bauch. 4 : 1.
„ 26. „ „ sol., vom Rücken. 4 : 1.
„ 26a. „ „ „ vom Bauch. 4 : 1.
„ 27. „ „ „ Nervenknoten, Auge und Flimmergrube.
„ 28. „ *Henseni* sol., vom Rücken. 5 : 1. (Nach dem lebenden Tiere.)
„ 29. „ „ „ Anhang (nach dem lebenden Tiere). *M* = Mantel, *i* = innere, *ä* = äußere Wand des Fortsatzes.

23.

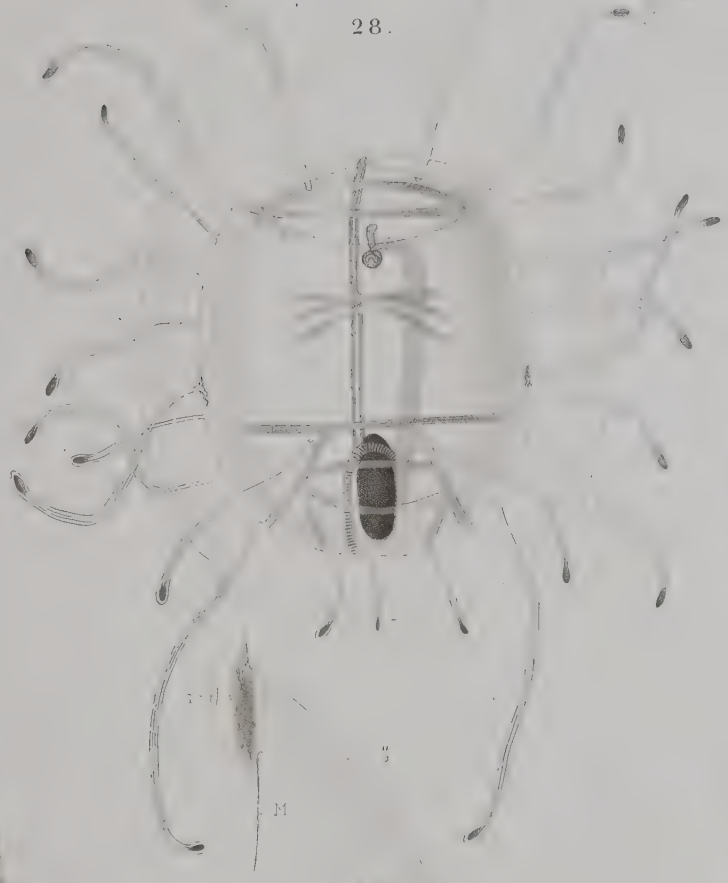
24.



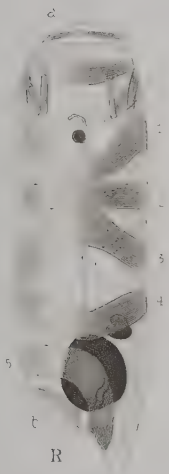
27.



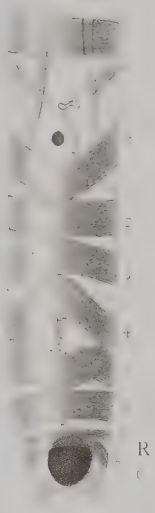
28.



25a.

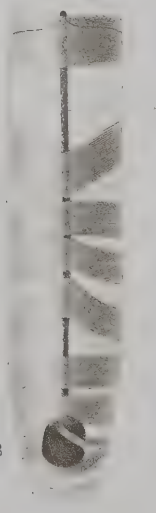


26a.

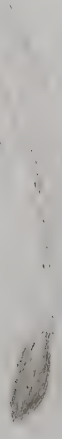


25b.

26b.



29.



Gez. v. C. Apstein. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

23-24 Salpa mucronata. – 25-27 Salpa magalhanica.
28-29 Salpa Henseni sol.

TAF. IV

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XXX.

(Tafel V.)

Tafel XXX.

(Tafel V.)

Karte mit der Fahrtlinie der deutschen Tiefsee-Expedition. Die Punkte • auf der Fahrtlinie bedeuten Stationen mit Salpen.

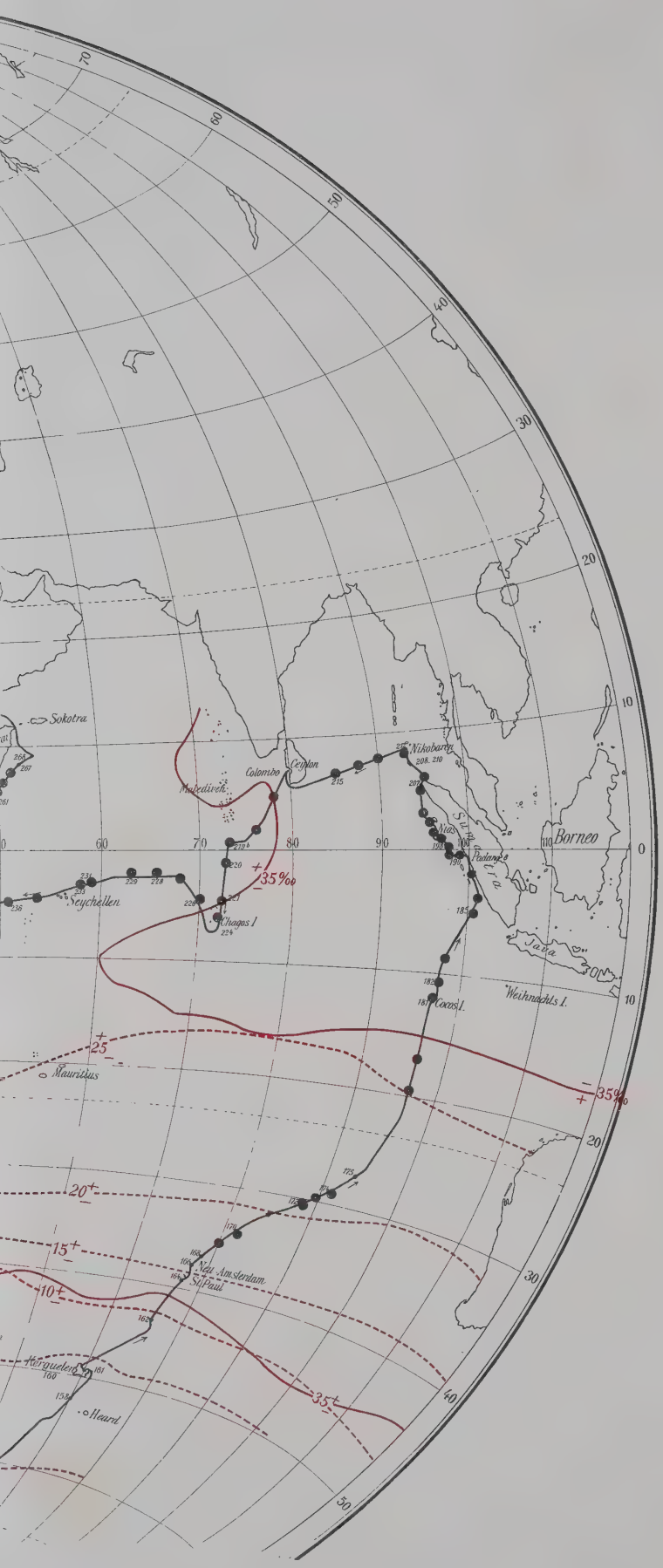
Die ausgezogenen roten Linien sind Isohalinen (30, 32, 35 $^0/_{00}$) nach SCHOTT (10, Taf. XXXIII).

Die punktierten roten Linien sind Isothermen von 5 zu 5^0 C, auf der Fahrtlinie unter Benutzung des Journals eingetragen, des weiteren nach dem Atlas von SCHOTT (10, Taf. IX). Sie gelten für die Meeresoberfläche.

Taf. 5.

C. Apstein del.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.



P. Weise, Lith., Jena.

Tafel XXXI.

(Tafel VI.)

Tafel XXXI.

(Tafel VI.)

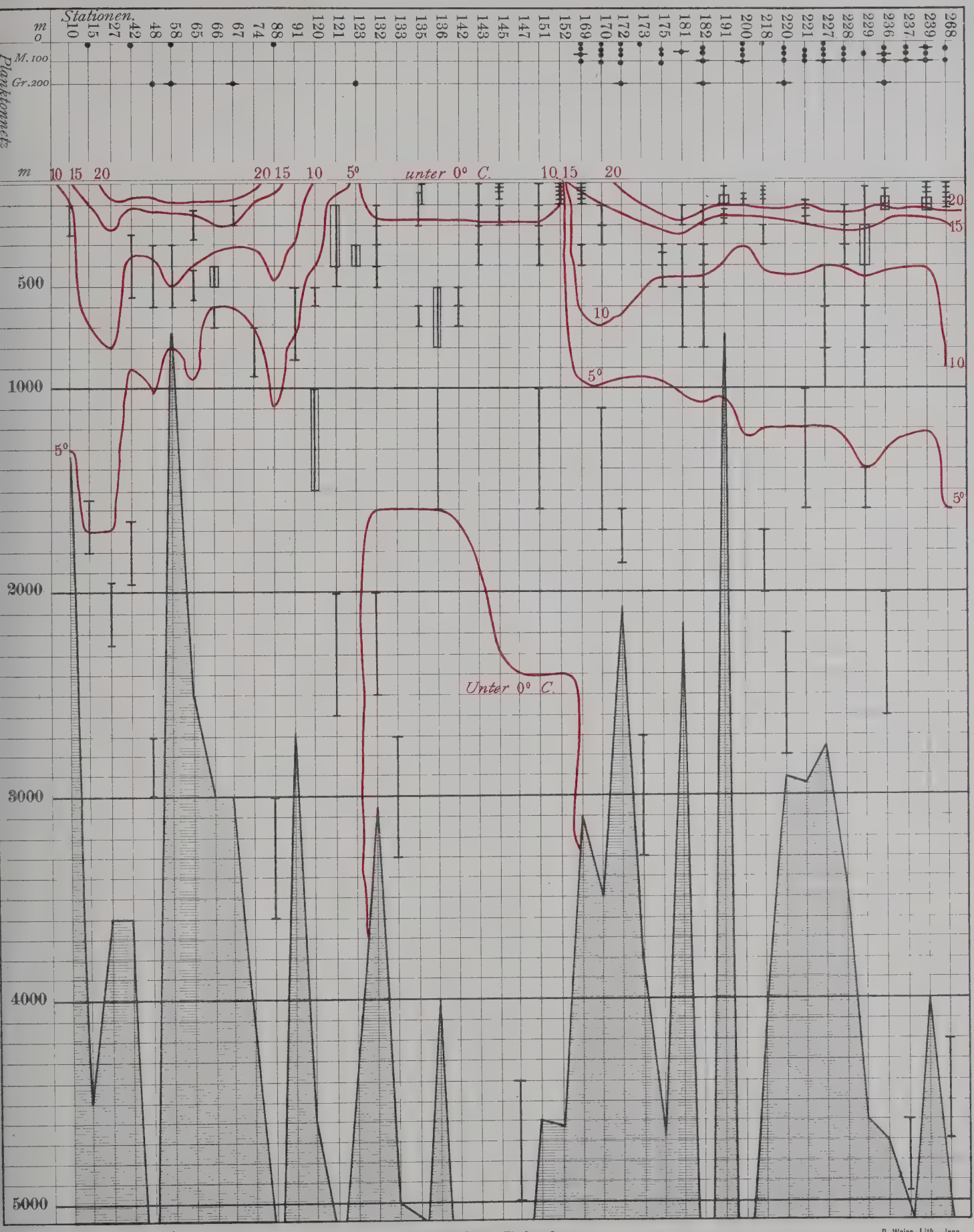
Schließnetzfänge.

Die Schließnetzzüge sind in den betreffenden Tiefen, in denen das Netz gefischt hat, durch einen dicken Strich eingetragen, diejenigen Fänge, welche Salpen enthielten, sind durch drei nebeneinander verlaufende Striche markiert.

Die Tiefen sind durch eine durch Striche ausgefüllte Kurve angegeben.

Die Temperaturen von 5 zu 5^0 C sind durch rote Linien gekennzeichnet.

Die oberen Reihen geben Fänge mit dem großen (*Gr*) und mittleren (*M*) Planktonnetz und Oberflächennetz an den Schließnetzstationen an. Die Tiefen der betreffenden Netzzüge sind durch Punkte markiert; falls sich Salpen in den Fängen fanden, ist der Punkt mit einer horizontalen Linie versehen.



C. Apstein del.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.

P. Weise, Lith., Jena.

Taf. 6.

Tafel XXXII.

(Tafel VII.)

Tafel XXXII.

(Tafel VII.)

1) Quantitative Verteilung von *Salpa mucronata.*

1 mm Höhe der Kurve = 1 Individuum, gefangen mit dem mittleren Planktonnetz oder berechnet aus dem großen Planktonnetz (durch Division mit 6).

Ein roter Punkt giebt die Stationen an, an denen *Salpa mucronata* mit anderen Netzen als den Planktonnetzen gefangen ist, wenn an der Station auch ein quantitativ fischendes Planktonnetz nicht benutzt ist.

2) + Vorkommen von *Salpa flagellifera* im südatlantischen Ocean.

C Apstein del.

Verlag von Gustav Fischer, Jena.

P. Weise, Lith., Jena.

Die Pyrosomen

der Deutschen Tiefsee-Expedition

Von

G. Neumann

Mit Tafel XXXIII—XLIV [I—XII], 1 Karte und 14 Abbildungen im Text.

Eingegangen bei der Redaktion den 14. Juli 1912.

C. Chun.

Einleitung.

Die Pyrosomen-Familie dürfte neben den Salpen die am gründlichsten durchgearbeitete Gruppe der Thaliaceen, der freischwimmenden Tunicaten, sein. Die ältesten Untersuchungen von Peron, Lesueur und Savigny waren natürlich morphologisch-systematischer Art. Jedoch schon Vogt, Keferstein und Ehlers, vornehmlich aber Huxley wurden von der Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen angezogen, mit deren weiterer Erforschung sich in der Folgezeit eine stattliche Reihe der erfahrensten Forscher, wie Kowalevsky, Salensky, Seeliger, Korotneff und Julin beschäftigten.

Die grundlegenden Untersuchungen über die Embryonalentwickelung der Pyrosomen von Kowalevsky wurden später von Salensky und neuerdings von Korotneff und Julin wesentlich ergänzt und vertieft, und zwar verdanken wir Salensky wertvolle Beobachtungen vornehmlich über die postembryonale Entwickelung (die Bildung des tetrazooiden Embryos und der Primärascidiozooide), während uns Korotneff mit allen Stadien der Furchung und Keimblätterbildung des Pyrosomeneies vertraut machte. Diesen Untersuchungen fügte endlich Julin in jüngster Zeit eine Reihe weiterer Beobachtungen hinzu.

Mit der Knospung der Pyrosomen beschäftigten sich außer Huxley und Kowalevsky in jüngerer Zeit insbesondere Joliet, Seeliger und Bonnevie. Seeliger gab außerdem in seinen „Pyrosomen der Plankton-Expedition“ zugleich eine vollständige monographische Darstellung der ganzen Gruppe.

Danach könnte es scheinen, als ob eine erneute Durcharbeitung dieser oder jener Seite völlig überflüssig sei. Allein — wie es wohl nicht anders sein kann — beim eingehenderen Studium der Arbeiten jener Forscher werden nicht nur da und dort Lücken erkennbar, sondern es ergeben sich auch seit langem bestehende Widersprüche, sogar in wichtigeren, allgemeiner interessierenden Fragen, vornehmlich der Entwickelungsgeschichte. Dem Fachmann sind die auf Bau und Entwickelung des Stolo prolifer der Pyrosomen bezüglichen Kontroversen zwischen Salensky und Seeliger, und zwischen Seeliger und Joliet einerseits und Bonnevie andererseits bekannt. Es erschien somit geboten, das vorzüglich konservierte Pyrosomenmaterial der „Deutschen Tiefsee-Expedition“, soweit es dazu ausreichte, vornehmlich für diese schwebenden entwickelungsgeschichtlichen Fragen auszunutzen. Wenn das Material gleichzeitig auch mancherlei morphologische und histologische Beobachtungen mehr nebenher zu machen gestattete, und bekannte, von anderen Expeditionen zuerst erbeutete Species genauer zu beschreiben und zu zeichnen ermöglichte, so verdanken wir dies hauptsächlich dem ausgezeichneten Erhaltungszustande der Stöcke.

Die Pyrosomen der „Deutschen Tiefsee-Expedition“ wurden mir im Sommer 1908 anvertraut, nach dem Tode von Prof. Seeliger, dem ursprünglich die Bearbeitung dieser Gruppe übertragen war. Irgend welche Untersuchungen oder auch nur Vorarbeiten waren von dem seit langem kranken, verdienten Forscher nicht vorgenommen worden. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Geheimen Rat Prof. Dr. Chun, meinem hochverehrten Lehrer, für die Uebertragung der Bearbeitung des prachtvollen Materials verbindlichsten Dank auszusprechen.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in drei Teile, einen entwickelungsgeschichtlichen, systematischen und faunistischen. Im ersten sollen zunächst einige Beobachtungen über den Aufbau des Pyrosomenstockes und über das zeitliche Verhältnis von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung mitgeteilt werden, sodann die schwebenden Fragen hinsichtlich der Bildung und Zusammensetzung des Stolos behandelt und endlich einige Punkte der postembryonalen Entwickelung herausgegriffen werden. Der systematische Teil wird außer der Beschreibung der neuen Arten und mancherlei Daten über die bekannten Species einige morphologisch-histologische Beobachtungen enthalten. Im faunistischen Abschnitt soll die horizontale und vertikale Verbreitung besprochen werden.

Material und Methode.

Das von der „Valdivia“ erbeutete Pyrosomenmaterial weist zwar neben 3 neuen alle bisher sicher bekannten Arten auf, ist aber an Menge keineswegs sehr groß. Die Hauptmasse machen mittlere und kleinere Kolonien aus; größere Stöcke wurden, wenn wir von den Bruchstücken der Riesenkolonien von *P. spinosum* absehen, nur vereinzelt gefangen. Dieser Umstand macht das Material nur wertvoller. Gerade die kleineren, aus wenigen Etagen bestehenden, durchsichtigen Stöckchen ermöglichten nicht nur Beobachtungen über die Gesetzmäßigkeiten der Stockbildung und über die Beziehungen der Fortpflanzungsverhältnisse, sondern eigneten sich wegen ihrer vorzüglichen Konservierung auch zu histologisch-entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen.

Die Konservierung der kleinen Kolonien war meist in Flemming'scher Flüssigkeit, vereinzelt auch mit Sublimat, die der großen in Alkohol geschehen.

In dieser Beziehung darf ich vielleicht auch für die Pyrosomen bemerken, was ich schon für die Doliolen der „Valdivia“ gethan habe, daß nämlich nach meinen Erfahrungen unter jenen Konservierungsflüssigkeiten die Flemming'sche bei weitem die besten Resultate liefert. Die Schnitte zeigen das mit Chrom-Osmium-Essigsäure behandelte Gewebe nicht nur tadellos erhalten, sondern, was bei der Untersuchung von eng aneinander liegenden Zellsträngen und Zellkomplexen (wie z. B. im jungen Stolo) von besonderem Werte ist, scharf konturiert und gegenseitig abgegrenzt. Aber auch beim Studium der Totoobjekte (Knospen, Embryonen) treten die Vorzüge dieser Konservierungsmethode hervor. Die distinkt gebräunten, kleinen Objekte lassen im aufgehellten Zustande recht klar die einzelnen Teile erkennen, Konturen treten mit einer Schärfe hervor, die meines Erachtens keine Totofärbung bei anderer Konservierung ergiebt. Natürlich wird das Totofärben der in Flemming konservierten Objekte dadurch in der Regel überflüssig.

Hinsichtlich der Untersuchungsmethode sei nur kurz bemerkt, daß sämtliche Schnitte, 3 μ dick, nach der Paraffinmethode hergestellt und stets mit Hämatoxylin nach Heidenhain

gefärbt wurden. Nach derselben Methode wurden Totalpräparate nur zur Untersuchung des peripheren Nervenverlaufs und der Nervenendigungen gefärbt, wodurch auch die feinsten Aestchen aus der helleren Epidermis deutlich hervortreten. Alle Knospen, Embryonen und erwachsenen Ascidiozooide, soweit sie zeichnend untersucht oder geschnitten wurden, mußten natürlich mit Schere und Nadel unter der binokulären Lupe oft recht mühsam herauspräpariert werden.

I. Entwickelungsgeschichtlicher Teil.

1. Die Bildung des Pyrosomenstockes.

a) Die gesetzmässige Anordnung der Ascidiozooide im Pyrosomenstock.

Wenn wir im folgenden den successiven Aufbau der jungen Pyrosomenkolonie verfolgen, so dürfte es angezeigt sein, vorerst die bekannte gesetzmäßige Anordnung der Ascidiozooide zum Stockganzen in Erinnerung zu bringen, als auch die gegenseitige Lagerung der Ascidiozooide innerhalb des Stockes zu berühren.

Bekanntlich liegen die Ascidiozooide, vom gemeinsamen Cellulosemantel völlig umhüllt, in einschichtiger Lage um die gemeinsame Cloacal- oder Stockhöhle so angeordnet, daß alle ihre Ingestionsöffnungen nach außen, die Cloacalöffnungen dagegen nach der Stockhöhle zu gerichtet sind. Dabei werden normalerweise die Ventralseiten aller Einzeltiere der geschlossenen Spitze, die Dorsalseiten aber der geöffneten Stockbasis zugekehrt. Ausnahmen von dieser Regel lassen sich zuweilen bei alten, sehr großen Kolonien, z. B. von *P. spinosum* und *P. giganteum*, beobachten.

Innerhalb dieser gesetzmäßigen Lagerung zum Stockganzen sind nun die Ascidiozooide in älteren Kolonien zu einander nach zwei Modalitäten geordnet. Bei allen Arten, außer *P. verticillatum*, herrscht die staffelförmige Anordnung vor, d. h. je ein Tier steht dicht in dem dorsalen oder ventralen Zwischenraume zwischen zwei benachbarten Ascidiozooiden. In den seltensten Fällen ist diese Verteilung allerdings ganz streng innegehalten; sie erscheint mindestens oft während des Wachstums der Kolonie durch wandernde Knospen oder jüngere Tiere gestört. Am schönsten dürfte diese Anordnung bei den alten, großen Kolonien von *P. spinosum* zu beobachten sein, in denen dann allerdings jüngere Tiere gar nicht mehr vorhanden sind, weil die Knospung bereits zum Abschluß gekommen ist. Schon Herdman (1888, S. 31) macht auf diese Thatsache mit den Worten aufmerksam: „They are arranged with considerable regularity in rows, the Ascidiozooids in adjacent rows alternating with one another".

Den anderen Typus der Anordnung der Einzeltiere zu einander weist von den bisher bekannten Arten nur eine, nämlich eben *P. verticillatum*, auf. Hier liegen die Ascidiozooide in unter sich parallelen Ringen oder Etagen angeordnet, die streng in einer horizontalen Ebene (also senkrecht zur Stockachse) verlaufen und durch breite Mantelzwischenräume getrennt sind, in denen nie ausgebildete Tiere, sondern höchstens auf Wanderung befindliche Knospen zu beobachten sind.

Es könnte eingewendet werden, daß auch die jungen, etwa bis 1 cm langen Stöckchen wohl aller Arten (für *P. Agassizi* und *P. spinosum* ist es mir nicht bekannt, weil das Material keine kleinen Kolonien dieser Arten barg) diese für *P. verticillatum* charakteristische Anordnung in getrennten Etagen erkennen lassen. Allein, wie unten gezeigt werden soll, ist bei den anderen Arten diese etagen- oder ringförmige Verteilung der Ascidiozooide nur vorübergehend, im jungen Stöckchen vorhanden, sie erstreckt sich je nach der Species auf etwa 3—7 Etagen, wird z. B. von *P. aherniosum* länger (über 6—8 Ringe) als von *P. giganteum* und von diesem länger als z. B. von *P. atlanticum* festgehalten. Von *P. verticillatum* aber möchte ich bestimmt glauben, daß die Anordnung in Etagen zeitlebens bestehen bleibt, und zwar aus folgenden Gründen: Die 15 von der „Valdivia" gefischten größeren Kolonien zeigen keine Ausnahme von dieser Regel. Die größte unter ihnen besteht aus 20 Etagen, und durch sämtliche 20 Ringe hindurch erscheint diese höchst charakteristische Anordnung aufrecht erhalten und nicht durch ein einziges der 300 Ascidiozooide gestört. Eine solche Anzahl ringförmiger Etagen ist noch bei keiner anderen Form beobachtet worden. Allerdings ist dieses Stöcken nur 3 cm lang. Aber es ist höchst wahrscheinlich, daß, wie unten auf Grund der geschlechtlichen Verhältnisse dieser Species gezeigt werden soll, *P. verticillatum* zu den Formen zu zählen ist, die nur eine geringe maximale Stockgröße erlangen.

Es soll in diesem Zusammenhange nicht unerwähnt bleiben, daß bereits Lesueur (1813, 1815) eine neue Form unter dem Namen *P. elegans* beschrieb, die sich von den anderen damals bekannten Pyrosomenarten *(P. giganteum* und *atlanticum)* durch den regelmäßigen Aufbau in Etagen oder Ringen unterscheiden sollte. Er wurde dazu zweifellos durch jene jungen Stöckchen irgend einer Art (wahrscheinlich von *P. giganteum*) veranlasst, denn es hat sich herausgestellt, daß *P. elegans* hypothetisch ist (vgl. darüber Seeliger 1895, S. 59ff., und Neumann 1909). Savigny (1816) benutzte diese Unterschiede in der Verteilung der Ascidiozooide, um die drei damals bekannten Arten *P. elegans* einerseits und *P. atlanticum* und *giganteum* andererseits als Pyrosomata verticillata und Pyrosomata paniculata im System zu trennen. Seeliger war daher im Recht, wenn er behauptete, daß von Savigny hier eine Eigentümlichkeit zum obersten Einteilungsprinzip erhoben worden sei, die in verschiedenen Altersperioden an ein und derselben Kolonie auftrete. Es dürfte jedoch nunmehr feststehen (s. unten S. 303), daß in der That eine Form existiert, welche gewissermaßen jenen Jugendzustand in der Knospenanordnung, wie er bei allen Arten (vielleicht mit Ausnahme von *P. spinosum* und *Agassizi*) wiederkehrt, auch in späteren Stadien der Stockbildung festhält.

b) Die Entstehung der gesetzmässigen Anordnung der Ascidiozooide im Pyrosomenstock.

Der Pyrosomenstock ist die Summe aller Einzelindividuen, die durch Knospung in letzter Linie aus dem Cyathozooid (Huxley), das ist das aus dem befruchteten Ei entstandene Muttertier oder Primärindividuum (Amme), hervorgegangen sind und in dauernder Verbindung miteinander bleiben. Das Cyathozooid schnürt bereits in frühen Embryonalstadien 4 Individuen, die „vier ersten Ascidiozooide" oder „Primärascidiozooide" der Kolonie ab, während es selbst, inmitten dieser

„Viererkolonie“ gelegen, schließlich vollständig resorbiert wird. Als Viererkolonie wird der Stock, der bis dahin (z. B. bei *P. giganteum* und *P. operculatum*) in der Cloacalhöhle oder (z. B. bei *P. verticillatum* und *P. aherniosum*) im rechten Peribranchialraum des Muttertieres gelegen war, geboren und sinkt nach den Beobachtungen von Chun (1888) in größere Meerestiefen, verweilt dort eine gewisse Zeit und steigt als größere, aus vielen Individuen bestehende Kolonie wieder an die Oberfläche.

Die 4 ersten Ascidiozooide, um 90° voneinander abstehend und mit ihren Ventralseiten der geschlossenen Stockspitze zugekehrt, schnüren nun, lange bevor sie selbst ihre definitive Größe erreicht haben, bekanntlich mittels ihres ventralen Stolos Knospen ab. Diese sind durch Quereinschnürungen entstanden, sitzen deshalb meist zu 3 bis 4 dicht hintereinander, in distaler Richtung natürlich an Alter und Größe zunehmend, und erweisen sich ebenso orientiert wie ihre Muttertiere, nämlich die Ventralseite der Stockspitze zugekehrt. Jede der vier Knospenketten ist nun nicht geradeaus, ventral (in der Richtung der Achse der jungen Kolonie) vorgestreckt, sondern erscheint stets nach der linken Körperseite des Muttertieres zu mehr oder weniger in den entsprechenden Zwischenraum zwischen 2 Primärascidiozooide gebogen. Nach der Abschnürung bleiben die Knospen nicht an ihren Ursprungsstellen liegen, sondern wandern im Cellulosemantel[1]) in dorsaler Richtung zwischen den Primärascidiozooiden, von welchen sie gebildet wurden, hindurch, um neue, dorsal, also gegen die geöffnete Stockbasis zu gelegene „Etagen“ aufzubauen. Dabei nimmt jede Knospe zufolge der erwähnten Krümmung des Stolos nach links ihren Weg streng entlang der linken Flanke des Muttertieres. Sie bleibt auch während dieser Wanderung mit ihrer Ventralseite der Stockspitze zugekehrt.

Die 4 ersten, nahezu gleichalterigen und und ungefähr gleichzeitig abmarschierenden Wanderknospen (erster Ordnung) placieren sich nun so, daß je eine dorsal über den Zwischenraum zwischen zwei Primärascidiozooiden zu liegen kommt. Ihre Medianebenen bilden mit denen der benachbarten Primärascidiozooide Winkel von 45°, während sie

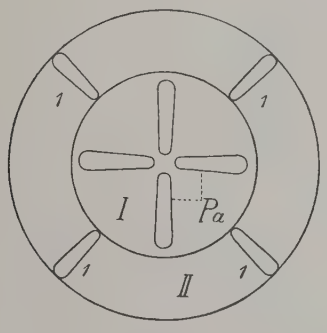


Fig. 1.

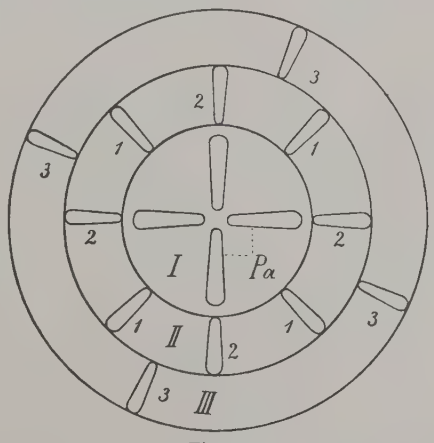


Fig. 2.

Figg. 1—4. Schemata der Knospenanordnung. *Pa* Primärascidiozooide; *I*, *II*—*V* = 1., 2.—5. Etage; *1*, *2*—*8* = Knospen 1., 2.—8. Ordnung.

untereinander um 90° abstehen. Dabei ist natürlich jede links seitlich über einem Ascidiozooid liegende Knospe das Tochtertier desselben (Textfig. 1, *1*). Der nun folgende zweite Trupp von

1) Vgl. unten S. 305.

4 Wanderknospen (zweiter Ordnung) der 4 Primärascidiozooide schwenkt ebenfalls in diese 2. Etage ein, die von den 4 ersten Knospen gebildet wurde; und zwar tritt jede dieser zweiten 4 Knospen genau über dasjenige Primärascidiozooid, von welchem es abstammt (Textfig. 2, *2*). So ist eine 2. Etage von 8 Individuen, 4 jüngeren und 4 älteren, die sich anfangs deutlich noch durch ihre verschiedene Größe unterscheiden, aufgebaut (Textfig. 2, *II*), und zwar so, daß jede erste Tochterknospe links vom Muttertier über dem Zwischenraume zwischen ihm und dem folgenden Primärascidiozooid, die zweite Tochter dagegen direkt über ihrer Mutter sitzt. Die Etage selbst liegt in einer horizontalen Ebene, also senkrecht zur Stockachse, und ihre 8 Glieder stehen um je 45° voneinander ab (Taf. XLII, Fig. 6).

Jetzt wiederholt sich dasselbe Schauspiel. Eine dritte Gruppe von 4 Wanderknospen (dritter Ordnung) beginnt eine dritte, dorsal vor der zweiten gelegene Etage aufzubauen (Textfig. 2, *III*). Wieder zieht jede Wanderknospe an der linken Flanke ihres Muttertieres durch die 4 Primärascidiozooide und weiterhin wiederum links von dem ältesten Schwesterindividuum (erster Ordnung) durch die 2. Etage hindurch, um sich schließlich ebenfalls dorsal über dem Zwischenraume links von der genannten älteren Schwester (erster Ordnung) so zu fixieren, daß sie um einen halben 45°-Winkel von ihr absteht, während sie vom Muttertier um drei Viertel eines rechten getrennt ist. Die 4 folgenden Wanderknospen eines vierten Trupps (vierter Ordnung), die wieder von den Primärascidiozooiden abstammen, reihen sich nun folgerichtig in der 3. Etage über die noch freien Zwischenräume zwischen den beiden ältesten Schwesterknospen (erster und zweiter Ordnung) im zweiten Ring ein (Textfig. 3, *4*), vom Muttertier, wie auch von den beiden älteren Schwesterindividuen (erster und zweiter Ordnung) um je einen halben 45°-Winkel abstehend. Somit ist ein dritter Ring formiert, dessen 8 Glieder mit denen des zweiten alternieren, indem sie alle in der Mitte über den Zwischenräumen der Individuen der 2. Etage placiert sind. Daraus folgt, daß der Abstand je zweier Individuen der eben gebildeten 3. Etage wieder 45° beträgt, während sie alle gegen die Tiere der 2. Etage um halbe 45°-Winkel gewendet erscheinen.

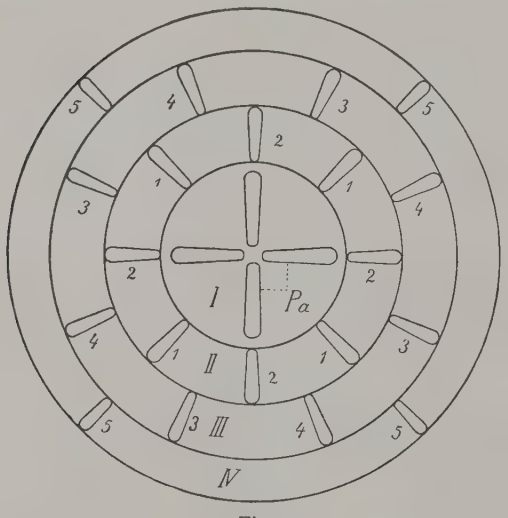


Fig. 3.

Ein fünfter Trupp von 4 Wanderknospen (fünfter Ordnung), deren Abmarsch nun allerdings schon nicht immer mehr gleichzeitig erfolgt, zieht auf dem kürzesten Wege durch die 3 Etagen hindurch und beginnt eine 4. Etage aufzubauen, indem eine jede Knospe sich über dem ältesten Schwestertier (erster Ordnung) der zweiten Reihe fixiert (Textfig. 3, *5*). Die folgenden 4 Knospen, die auch noch von den 4 Primärascidiozooiden abstammen, ordnen sich sodann wieder über den noch freien Zwischenräumen zwischen den entsprechenden Ascidiozooiden der 3. Etage ein, und zwar setzt sich vermutlich wieder jedes Tochtertier dieser 6. Gruppe

(Knospen sechster Ordnung) über die zweitälteste Schwester bezw. über das Muttertier (Textfig. 4, 6). So liegen die 8 Individuen dieser 4. Etage genau über den Einzeltieren der 2. Etage, und zwar so, daß sie sich in ihrem Alter entsprechen, die 5. Tochterknospe (fünfter Ordnung) über der ältesten (erster Ordnung), die 6. über der zweiten.

Bei *P. aherniosum*, an welchem diese Verhältnisse vornehmlich studiert wurden, läßt sich nun zuweilen auch noch die gesetzmäßige Anlage einer 5. Etage verfolgen. Sie erfolgt dann nach demselben Modus. Die 7. Tochterknospe (siebenter Ordnung) fixiert sich über der dritten des 3. Ringes, die 8. vermutlich über der 4. (Textfig. 4).

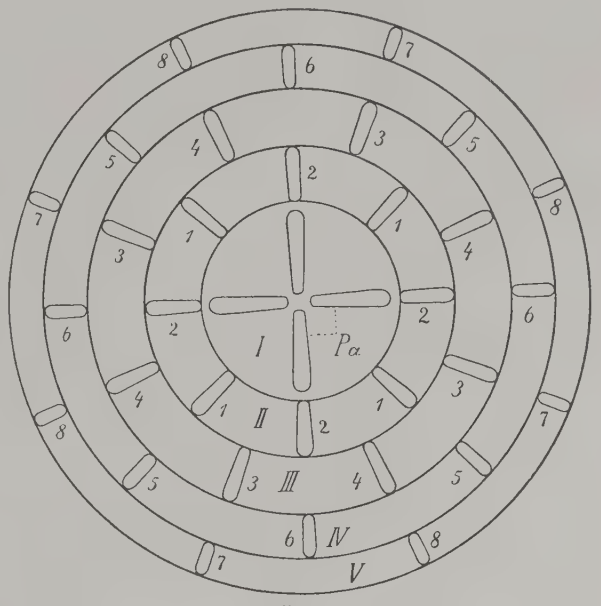


Fig. 4.

Es sei hier ausdrücklich hervorgehoben, daß die eben geschilderte Art der Knospenanlagerung in dieser streng gesetzmäßigen Weise nicht an jedem Stöckchen von *P. aherniosum* zu beobachten ist, vielmehr lassen sich oft Abweichungen davon konstatieren. Das trifft beispielsweise meist für die Kolonien dazu, bei denen ein oder mehrere Primärascidiozooide früh geschwunden sind; dann setzen sich, was schon Seeliger (1895) beobachtete, auch die Etagen oft nicht aus 8, sondern aus einer geringeren Anzahl Individuen zusammen, wenn nicht, was bei sehr frühem Schwunde eines Primärascidiozooids oft erfolgt, eine Wanderknospe sofort in den freien Zwischenraum tritt und, die Lücke füllend, rasch heranwächst. Es trägt sich ferner manchmal zu, daß in einer Etage, z. B. in der vierten, noch eine Knospe fehlt und dafür ein oder zwei Individuen sich darüber zu einer 5. vereinigen.

Unter dem Material der „Deutschen Tiefsee-Expedition" finden sich eine Reihe junger zwei- und dreireihiger Stöckchen von *P. aherniosum* und *giganteum*, bei denen die Individuen der 3. Etage sich so eingeordnet hatten, daß die 4 älteren Knospen (dritter Ordnung) nicht links, sondern rechts über der ältesten Schwester (erster Ordnung) saßen, die jüngeren 4 (vierter Ordnung) dafür links von jener Platz genommen hatten. Es zogen also die älteren 4 zwischen den beiden ältesten Schwestertieren in der 2. Etage hindurch, in den dem Muttertier näheren Zwischenraum, sie wählten den kürzeren Weg, die jüngeren 4 Wanderknospen den längeren. Leider konnte ich, da weitere Stadien (mit 4 oder 5 Etagen) fehlten, nicht feststellen, ob dann auch die Individuen der 5. Etage entsprechend zuerst rechts, also über dem ältesten Schwestertier (vierter Ordnung) der 3. Etage sich fixieren würden, die jüngeren 4 Knospen (der achten Ordnung) links über den jüngeren Gliedern (dritter Ordnung) der 3. Etage. Am Gesamtaufbau würde dadurch übrigens nichts geändert werden.

Ueberblicken wir die Vorgänge der ersten Stockbildung, so ergiebt sich folgende Gesetzmäßigkeit der Knospenanlagerung: Die 4 Wanderknospen erster Ordnung fixieren

sich dorsal über dem Zwischenraume links vom Muttertier, die 4 Wanderknospen zweiter Ordnung direkt über ihrem Muttertier. Sie bauen, um 45° voneinander abstehend, die 1. Etage auf. Nunmehr setzen sich 4 Wanderknospen dritter Ordnung über dem Zwischenraume links vom Schwestertier erster Ordnung fest, die Wanderknospen vierter Ordnung über dem Zwischenraume rechts vom Schwestertier erster Ordnung. Sie formieren zusammen die 3. Etage. Es folgen 4 Wanderknospen fünfter Ordnung über dem Schwestertier erster Ordnung, 4 Wanderknospen sechster Ordnung über dem Schwestertier zweiter Ordnung. Sie bauen zusammen die 4. Etage auf. Endlich treten 4 Wanderknospen siebenter Ordnung über die Schwesterindividuen dritter Ordnung, 4 Wanderknospen achter Ordnung über die Schwestertiere vierter Ordnung. Sie setzen miteinander die 5. Etage zusammen.

Dieses gesetzmäßige Festsetzen der Wanderknospen weiterhin zu verfolgen, gelingt an konserviertem Material nicht; es dürfte auch in dieser Weise kaum weitergehen; denn nunmehr sind auch die Tochterascidiozooide (erster und zweiter Ordnung) der 2. Etage so weit herangewachsen, daß sie Knospen abschnüren, die mit denen der 4 Primärascidiozooide nach dem offenen Ende zu abwandern. Es beginnen die Tochtertiere im Vergleich zu den Primärascidiozooiden relativ spät mit diesem Geschäft, bei *P. aherniosum* etwa, nachdem von jedem der 4 ersten Ascidiozooide 7—8 Knospen abgeschnürt wurden. Jedenfalls werden die Verhältnisse undurchsichtig. Immerhin geschieht der Aufbau neuer Etagen normal in der Weise weiter, daß je eine Knospe über dem Zwischenraume zwischen 2 Individuen der vorhergehenden Etage oder, was dasselbe ist, direkt über einem Tiere der drittletzten Reihe sich festsetzt, so daß auch jede folgende Etage aus 8 Individuen besteht. Bei *P. aherniosum* lassen sich Stöcke von 7 bis 8 Etagen zu je 8 Individuen beobachten.

Weiterhin, in vielen Fällen sogar schon früher, nachdem außer den Ascidiozooiden der 1. und 2. Etage auch die der folgenden mit der Knospung begonnen haben, werden die Ringe oft gleich mit mehr als 8 Gliedern angelegt; ferner zwängen sich Wanderknospen zwischen die 8 Individuen der ersten Etagen ein, die Dicke des Stockes vergrößernd, und endlich erstehen zwischen den ursprünglichen neue Etagen, denen aber jene Regelmäßigkeit der ersten ganz abgeht. Der Stock wird also nicht nur am freien Ende, sondern in seiner ganzen Ausdehnung weitergebildet. Es ziehen nämlich die Wanderknospen nicht mehr, wie in früheren Stadien der Stockbildung, alle an das freie Ende der Kolonie, sondern die meisten der im Innern des Stockes von den mittleren Reihen abgeschnürten Knospen fixieren sich nach geringer Ortsveränderung oder sogleich am Orte ihrer Entstehung. Vornehmlich nur die Wanderknospen der letzten Reihen bilden die Kolonie am offenen Ende weiter. Jedenfalls finden Knospenwanderungen in dem ausgedehnten Maße wie im jüngeren Alter der Kolonie nicht mehr statt.

Auch ventral von den 4 Primärascidiozooiden bleiben in späteren Stadien der Stockbildung ausnahmsweise Knospen liegen. Es sind also in älteren Stöcken die an der geschlossenen Spitze gelegenen Tiere nicht immer die 4 ersten Ascidiozooide. Diese Thatsache hat Joliet (1881) offenbar zu der falschen Meinung veranlaßt, daß

die 4 Primärascidiozooide allmählich durch ihre Nachkommenschaft gewaltsam an das offene Basalende der Kolonie gedrängt würden, und daß sie nur dort zu finden seien.

Die Folge dieser eben geschilderten Verhältnisse ist schließlich insofern eine völlig wirre, regellose Lagerung der Einzeltiere, als junge und alte bunt durcheinander liegen, von den ursprünglichen, regelmäßig aufgebauten Etagen ist in den meisten Fällen nichts mehr zu erkennen.

Die Ascidiozooide sind nur noch von einer regelmäßig staffelförmigen Anordnung beherrscht; jedes Einzeltier steht im Zwischenraum zwischen zwei anderen. Sie sind um so dichter geschart, je mehr die Knospenproduktion das Gesamtwachstum des Stockes überwiegt. Jene wird abhängig sein von der Teilungsfähigkeit der aufbauenden Gewebe des Stolos, dieses von der Anzahl der erwachsenen, selbständig sich ernährenden Tiere, deren ektodermales Hautepithel ja den Cellulosemantel, in welchem die jungen Wanderknospen sich definitiv festsetzen, abscheidet und weiterbildet. Demzufolge bestehen bezüglich der Dichte der Anordnung der Ascidiozooide nicht nur unter den einzelnen Arten, sondern auch unter den Kolonien derselben Species merkliche Unterschiede.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß bezüglich der Zahl der regelmäßig angelegten achtgliedrigen Ringe oder, was dasselbe sagt, hinsichtlich des Zeitpunktes, wo in der Knospenanlagerung größere Unregelmäßigkeit eintritt, bei den einzelnen Arten erhebliche Verschiedenheiten herrschen. Während, wie erwähnt, bei *P. aherniosum* und, wie hinzugefügt sei, auch bei *P. giganteum* meist relativ lange Zeit eine regelmäßige Anlagerung der Knospen statthat, setzt bei anderen Arten (z. B. bei *P. atlanticum*) die Unregelmäßigkeit in der Eingliederung schon eher ein. Bei *P. giganteum* sind z. B. auch in $2^1/_2$ cm langen Stöckchen noch die ursprünglichen Reihen mit je 8 Tieren schon mit unbewaffnetem Auge zu erkennen, während z. B. bei *P. atlanticum* schon die 4. bis 6. Etage in der Regel mehr als 8 (9—14) Ascidiozooide aufweisen.

Eine besondere Eigentümlichkeit vieler Kolonien von *P. aherniosum* besteht darin, daß bereits in relativ sehr frühen Stadien der Stockbildung die ältesten Etagen durch dazwischen liegende jüngere getrennt erscheinen. Das Material enthält Stöckchen, bei denen die 4. Etage noch unvollständig ist, während bereits über (hinter) der ersten (von den 4 Primärascidiozooiden gebildeten) Reihe ein Ring bedeutend jüngerer Einzeltiere gebildet erscheint. Es ist also die ursprüngliche 1. und 2. Etage bereits durch eine jüngere getrennt, die normalerweise über (hinter) der zweiten gelagert sein müßte, wo zur Zeit eine 4. Etage im Entstehen begriffen ist, deren Einzeltiere in Bezug auf Größe und Ausbildung denen der zwischengeschobenen jüngeren etwa gleichen. In diesem Falle wanderten also die von den Primärascidiozooiden später produzierten Knospen (die früheren oder älteren hatten bereits die 2. Etage aufgebaut) nicht bis an das offene Ende des Stockes (hinter die 2. Etage), sondern setzten sich bereits in dem Zwischenraume der 1. und 2. Reihe fest. Erst als hier alle 8 verfügbaren Plätze besetzt waren, zogen die folgenden Wanderknospen der Primärascidiozooide hinter die 3., dem Alter nach 2. Reihe, um einen 4. Ring an der offenen Stockbasis zusammenzusetzen.

Als Beleg für diese Vorgänge sei folgendes Beispiel angegeben:

Bei einem Stöckchen stehen

in der 1. Reihe 4 Ascidiozooide
„ „ 2. „ 8 „
„ „ 3. „ 8 „
„ „ 4. „ 4 „

Dem Alter nach rangiert die 3. Reihe vor der 2.; die 4. unmittelbar nach der 2.; denn die 4. Reihe ist ja erst zur Hälfte aufgebaut, da sie erst 4 von 8 Einzeltieren, die sie bekommen muß, enthält.

Reihen- und Altersfolge stellen sich also so dar:

Reihenfolge: 1 2 3 4
Altersfolge: 1 3 2 4.

In anderen Kolonien erfolgte die Eingliederung einer jüngeren Reihe in späterem Alter des Stockes, nachdem 3 und mehr Etagen regelmäßig und vollständig aufgebaut waren. So zeigt ein Stöckchen, welches

in Reihe 1 4
„ „ 2 8
„ „ 3 8
„ „ 4 2 Ascidiozooide enthält,

zu der Reihenfolge 1 2 3 4 5
folgende Altersfolge: 1 4 2 3 5,

d. h. die 2. Reihe des Stockes steht dem Alter nach an vierter Stelle, müßte also normaler Weise auch die 4. Reihe bilden, d. h. hinter der jetzt im Stock an vierter Stelle stehenden rangieren, welche ihr im Alter vorausgeht; oder in Bezug auf die Lage im Stocke müßte sie sich an derselben Stelle befinden, wo die dem Alter nach dritte thatsächlich im Stocke liegt, während diese letztere selbst die 3. Reihe darstellen sollte.

In einem achtreihigen Stöckchen finden sich folgende Verhältnisse:

Reihenfolge der Etagen: 1 2 3 4 5 6 7 8
Altersfolge der Etagen: 1 5 2 3 4 6 7 8,

d. h. der hinter dem Primärascidiozooiden folgende Ring ist dem Alter nach sogar der fünfte. In diesen Fällen haben nicht mehr (wie oben) die Knospen der Primärascidiozooide diesen 2. Ring junger Tiere aufgebaut, sondern die Knospen der Ascidiozooide der jetzigen 3., dem Alter nach 2. Etage. Die Knospen fixierten sich unmittelbar an der Stelle ihrer Abschnürung, nämlich ventral vor ihrem Muttertier. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei einem 12-reihigen Stock von *P. aherniosum,* bei dem zwischen der 1. und 3. und zwischen der 3. und 5. Etage je ein Ring jüngerer Tiere sich eingeschoben hat.

Diese Eigentümlichkeit bedingt das charakteristische Aussehen vieler Stöcke von *P. aherniosum*: Sie sind nicht gleichmäßig kegelförmig nach dem offenen Ende zu verdickt, sondern erscheinen unter der Spitze eingeschnürt — hier stehen unter den 4 großen Primärascidiozooiden die jungen Etagen — und am Ende, wo die älteren Etagen gelegen sind, plötzlich verbreitert.

Es sei übrigens noch hervorgehoben, daß nicht alle Kolonien von *P. aherniosum* diese

Eigentümlichkeit aufweisen, sondern auch solche mit regelmäßiger Anordnung der Ringe zu beobachten sind.

Von den eben beschriebenen späteren Unregelmäßigkeiten in der Eingliederung der Wanderknospen ist nun, wie das vorhandene Material ausweist, allein *P. vertivillatum* frei.

Ein Festsetzen von Wanderknospen zwischen den ursprünglichen Etagen, in den breiten Mantelzwischenstücken, also ein Längenwachstum der Kolonie von innen heraus, findet nicht statt; die Weiterbildung geschieht nur am offenen Basalende. Dagegen aber wird von vornherein auf die achtgliedrige Etage zu Gunsten einer mehrgliedrigen verzichtet, und ferner setzen sich gelegentlich nachfolgende Knospen in den Etagen, zwischen den älteren Ascidiozooiden fest, die Dicke des Stockes vergrößernd. Bereits die 3. Etage enthält meist 9—12 Einzeltiere, die Zahl 12 ist am häufigsten. Die 4. Etage zählt 12—15, die 5. und die folgenden Etagen meist 15 oder 16 Tiere, wobei dann natürlich die Anordnung normalerweise derart getroffen ist, daß je ein Tier der folgenden Etage über den Zwischenraum zwischen zwei solchen der vorhergehenden Reihe tritt. Folgende Zahlen mögen als Beleg dienen. Es fanden sich bei 9 verschiedenen Stöckchen

in Etage	1	2	3	4	5	6	7	8	
an Ascidiozooiden	4	8	12						Die eingeklammerten Zahlen bedeuten, daß dieser Ring noch nicht vollgliedrig ist.
	4	8	12	13					
	4	8	12	14					
	4	8	12	12	(12)				
	4	7	9	12	16				
	4	9	12	15	16				
	4	8	11	13	16	(15)			
	4	8	11	13	14	15	14	(9)	
	4	8	10	15	15	15	15	15	(6).

Von diesem eben geschilderten Modus weicht die Stockbildung von *P. spinosum* und *Agassizi*, 2 Arten, die, wie im systematischen Teile gezeigt werden wird, zweifellos eine enge Verwandtschaftsgruppe darstellen, beträchtlich ab (Textfig. 5 u. 6). Hier fällt schon auf, daß die 3—4 Knospen am Stolo gewissermaßen an langen Stielen aneinander gereiht sind: Der Stolo erscheint zwischen den einzelnen Knospen zu längeren Verbindungsstücken ausgezogen. Sieht man genauer zu, so zeigt sich, daß auch erwachsene Ascidiozooide, also entwickelte Knospen, noch durch einen feinen verbindenden Strang, der dann 3 bis 5 mal so lang ist, als in obiger Zeichnung dargestellt ist, letzten Endes mit dem Stolo des Muttertieres verbunden sind. Ich konnte bei einem jüngeren, 15 cm langen Stocke von *P. spinosum* in vielen Fällen bis 7 zusammenhängende Individuen nachweisen. Erst wenn der Stolo eines Tochtertieres selbst zu knospen beginnt, durchschnürt sich oft der Verbindungsstrang, durch den dieses Tier noch mit dem nächst älteren verbunden war. Die Anzahl der zu einer langgezogenen Kette vereinigten Tochterindividuen eines Muttertieres hängt also ab von dem Verhältnis der Knospenproduktion des Muttertieres zu dem Zeitpunkt, wo das Tochterindividuum knospungsfähig wird. Je rascher der Stolo des Muttertieres Knospen abschnürt, um so größer wird die Anzahl der zusammenhängenden Individuen sein und umgekehrt,

weil ja andererseits bis zum Eintritt der Knospungsfähigkeit eines Tochterindividuums in jedem Falle eine gewisse Zeit nötig ist. Daher findet man auch in Stöcken jüngeren und mittleren Alters, bei denen das Abschnüren der Knospen in rascher Folge sich vollzieht, zahlreiche Knospen an kürzeren Stielen vereinigt, in alten Kolonien dagegen, wo die Knospung nahezu zum Stillstand gekommen ist, höchstens 1—2 Individuen, das jüngere eine kleine Knospe, das ältere ein erwachsenes, bereits knospendes Tier, beide durch einen außerordentlich langen Stiel verbunden.

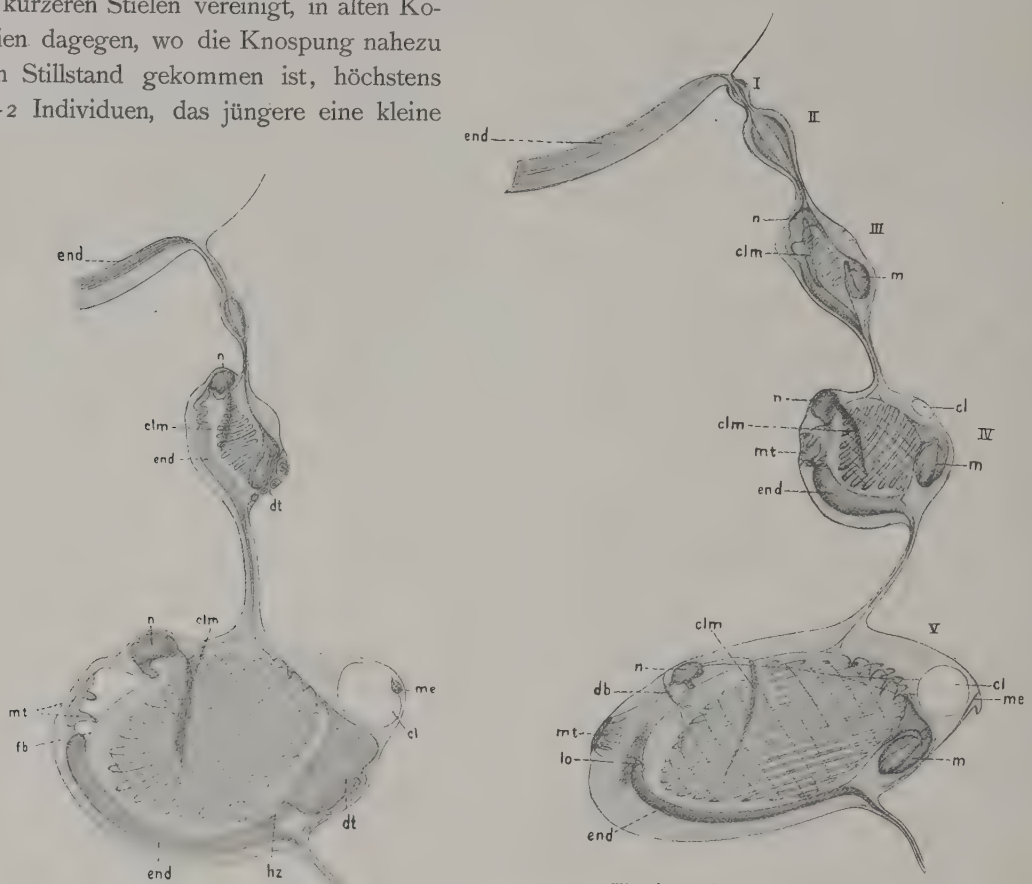


Fig. 6. Stolo von *P. Agassizi.*

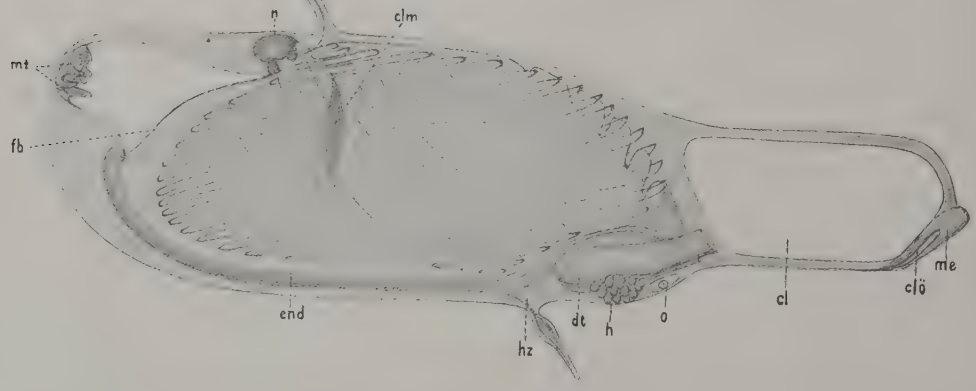


Fig. 5. Stolo von *P. spinosum.*

Ein freies, aktives Wandern der Knospen findet also bei *P. spinosum* und *Agassizi* nicht statt; die Knospen entfernen sich in dem Maße voneinander, als der Cellulosemantel sich ausbreitet, während sie alle untereinander durch Verlängerungen der Stoloepidermis so lange verbunden bleiben, bis sie selbst zu knospen beginnen. Daraus erklärt sich wohl auch die oben erwähnte, regelmäßigere staffelförmige Anordnung der Ascidiozooide, die besonders bei sehr alten Stücken von *P. spinosum* in die Augen fällt.

Aber auch noch eine andere Folge muß diese Art der Knospung haben. Während wir bei allen bekannten Arten (eben mit Ausnahme von *P. Agassizi* und *P. spinosum*) an der Spitze der Kolonien jüngeren und mittleren Alters die 4 Primärascidiozooide finden, weil ja alle von diesen produzierten Knospen in dorsaler Richtung, gegen die offene Basis zu, abwandern, kann das offenbar für *P. Agassizi* und *P. spinosum* kaum zutreffen. Wir sehen jedenfalls, wie die älteren Einzeltiere der Kolonie ihre Knospen an langen Stielen ventral vorschieben. Dadurch müssen sie selbst natürlich immer weiter von der Spitze weg nach dem offenen Basalende zu gedrängt werden. Verhielten sich nun die 4 Primärascidiozooide ebenso, dann müßten sie, anstatt an der Spitze, an der Basis gelegen sein, und nach der Spitze zu sollten sich um so jüngere Tiere nachweisen lassen, je näher sie derselben sind. Nun trifft man aber an der Spitze der Kolonien z. B. von *P. Agassizi* — von *P. spinosum* hat die „Valdivia" nur Bruchstücke von Stöcken erbeutet — nie jüngste Knospen, sondern auch stets ältere Tiere, allerdings fast immer ohne Knospen am Stolo. Es entsteht somit die Frage, ob sich die 4 Primärascidiozooide bei der Knospung ebenso wie später ihre Tochterindividuen verhalten, d. h. nichtwandernde Knospen an längeren Stielen ventral vorausschieben, oder ob sie wanderungsfähige Knospen abschnüren, welche sich dorsal vor ihnen fixieren und ihrerseits „gestielte" Knospen hervorbringen. Ich möchte nach gewissen Beobachtungen fast das letztere annehmen. Die Frage muß so lange offen bleiben, bis es gelingt, jüngste Kolonien von einer dieser beiden Formen zu fischen.

Häufig trifft man bei den Kolonien von *P. Agassizi* an der Spitze nur ein großes Ascidiozooid, welches eine eigentümliche Umbildung erfahren hat (Taf. XLI, Fig. 5). Seine Egestionsöffnung ist von der Hinterseite auf die dorsale und somit in die Achse des Stockes gerückt. Sie mündet an der Spitze des gemeinsamen Cloacalraumes. Auch der Darmtractus ist etwas nach der Rückenseite verschoben; die Leuchtorgane sind an die Ventralseite gerückt, sie liegen zu beiden Seiten des Endostyls. Der Cloacalmuskel ist geschwunden, der dorsale zipfelförmige Anhang an der Cloakenöffnung ebenfalls. Ich habe nie Knospen an seinem Stolo gesehen und möchte glauben, daß dieses Tier eines der Primärascidiozooide der Kolonie sei.

c) Das Wandern der Knospen.

Die Thatsache des Wanderns der abgeschnürten Knospen wurde, soviel ich weiß, zuerst von Seeliger (1895) festgestellt. Mit Bezug auf junge Stöckchen von *P. aherniosum* schreibt er beiläufig (S. 65): „Bei mehreren Stöckchen dieses Alters findet man zwischen den 3 Etagen junge Knospen, die im Begriff sind, sich nach dem Basalende zu vorzuschieben." Vor ihm hatte, wie erwähnt, Joliet (1881) noch angenommen, daß die 4 Primärascidiozooide durch die an ihren Ventralseiten entstehenden Knospen allmählich an das offene Basalende der Kolonie gedrängt würden.

Es ist nun höchst verwunderlich, daß den älteren Autoren eine Wahrnehmung an wandernden Knospen scheinbar völlig entgangen ist. Schon bei schwachen Vergrößerungen beobachtet man regelmäßig an deren Rückenseite, die, wie erwähnt, während der Vorwärtsbewegung stets der offenen Stockbasis zugekehrt bleibt, einen Schwarm von Zellen (Taf. XLI, Fig. 2) In der Form meist dreieckig-zipfelförmig, sitzt er mit breiter Basis der Rückenfläche an ihrem hervorragendsten Punkte auf. Zuweilen erscheint er auch in zwei schmale divergierende Zipfel geteilt. Mehr vereinzelt liegen Zellen auch an den beiden Flanken und an der Hinterseite der Wanderknospe.

Die genauere Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen und auf Schnitten ergiebt, daß es sich um Haufen langgestreckter, spindel- oder sternförmig verästelter Zellen handelt, die der Hauptmasse nach mit ihren Längsachsen in der Bewegungsrichtung liegen. Nur ein kleiner Teil, nämlich die unmittelbar am Knospenkörper befindlichen, erscheinen mit ihren Längsseiten platt an die Rückenfläche desselben angelegt. Mit ihren Zellleibern stehen sie untereinander in Verbindung. Histologisch sind sie von den spindel- und sternförmigen Mantelzellen nicht zu unterscheiden und daher zweifellos mit ihnen identisch: Ein meist langgestreckter, intensiv färbbarer Kern ist umgeben von einem blassen, granulierten Plasmakörper.

Wir dürften kaum fehlgehen, wenn wir diese Zellen als „Phorocyten“ betrachten, bestimmt, die junge Knospe vom Orte ihrer Entstehung an ihren definitiven Platz zu schleppen. Obschon ich kein lebendes Pyrosomenmaterial untersucht habe, möchte ich doch an dieser Deutung festhalten, und zwar aus folgenden Gründen: Diese Zellschwärme lassen sich an sämtlichen auf Wanderung befindlichen Knospen nachweisen, und zwar nur an deren Rückenseiten, die während der Wanderung in der Bewegungsrichtung liegen. Dagegen besitzen die an langen „Stielen“ aufgereihten, unter sich verbundenen Knospen von *P. Agassizi* und *spinosum* derartige Zellhaufen nicht, weil sie nicht wandern. Ferner beginnen die Zellen sich einzustellen, sobald eine Knospe unmittelbar vor ihrer Abschnürung steht, und sie verschwinden, sobald ihre Fixierung am definitiven Platze erfolgt ist. Endlich wissen wir, daß auch in anderen Tunicatengruppen, wo überhaupt Knospen wandern, Phorocyten dabei das Transportgeschäft übernehmen.

Bei *Anchinia* wies sie zuerst Korotneff (1883, 1884) und dann wieder Barrois (1885) nach. Für *Doliolum* stellte dasselbe gleichzeitig Barrois und für *Dolchinia* wieder Korotneff 1891) fest. Ich selbst (Neumann 1906) konnte mich über die geradezu erstaunlich exakte und vielgestaltige Tätigkeit der Phorocyten bei *Doliolum* genauer unterrichten.

Was den Ursprung der Phorocyten bei *Pyrosoma* anlangt, so dürfte es wohl zweifellos sein, daß es sich um spindel- und sternförmige Mantelzellen handelt, die sich diesem Transportgeschäft gewidmet haben. Die Zellen im Mantel von *Pyrosoma* sind von Salensky (1892) beim Studium der Embryonalentwickelung als ausgewanderte Mesodermelemente erkannt worden, und als solche sind sie wohl von Haus aus mehr oder weniger plastisch, amöboid, wenigstens deutet ihre außerordentlich verschiedene Form darauf hin. Histologisch sind Mantelzellen und Phorocyten nicht zu unterscheiden.

Jedenfalls läßt sich immer nachweisen, daß bereits unmittelbar vor der Abschnürung einer Knospe eine Anzahl Zellen am dorsalen Pol derselben an der Stelle versammelt sind, wo die Durchschnürung des Stolos erfolgt. Zwar sind sie zu der Zeit noch nicht irgendwie geordnet oder gerichtet, sondern offenbar nur in Bereitschaft, nach erfolgter Durchschnürung die Knospe,

wie sich nunmehr beobachten läßt, unter der Ventralseite des Muttertieres hervor und in die „Gasse" zwischen diesem und dem Nachbarascidiozooid einzuschleppen. Daß dabei, wie während der ganzen Wanderung, die Knospe stets vom Mantel umhüllt bleibt, also nie etwa auf seiner Oberfläche geschleppt wird, sondern stets im Innern desselben wandert, braucht kaum betont zu werden. Da nun normaler Weise in zwei- und mehrreihigen Stöckchen vor dieser Gasse (also basalwärts) der gerade Weg durch ein Ascidiozooid der folgenden Etage gesperrt erscheint (vgl. oben), muß der Kurs geändert, die Knospe entweder rechts oder links um dieses Ascidiozooid herumgezogen werden. An dieser Stelle befindliche Wanderknospen stehen daher mehr oder weniger quer zur Längsachse des Stockes. Dabei gelingt es öfters zu beobachten, wie der Phorocytenschwarm in zwei Zipfel sich aufgelöst hat, welche divergierend von der Knospe in der Richtung der beiden möglichen Wege ausstrahlen, offenbar ein Zeichen dafür, daß jeder Zipfel bemüht ist, die Knospe in seiner Richtung weiterzuschleppen. Gewisse Bilder lassen sogar den Schluß zu, daß in solchen Fällen der unterliegende Teil ausschwärmt.

Beim Einschwenken in eine solche „Gasse" verlängert sich der Zellenschwarm oft außerordentlich. Man sieht die vordersten Phorocyten bereits neben den Rückenflächen der Ascidiozooide dieser Etage (also basalwärts) aus der Gasse wieder hervorbrechen, in welche die Wanderknospe eben erst einbiegt. Der Zellschwarm hat also dann mindestens eine Länge, die der Höhe eines Ascidiozooids (2—3 mm) gleichkommt.

Während des Durchwanderns durch einen solchen engen Mantelzwischenraum zwischen zwei Ascidiozooiden werden sehr oft die seitlichen Körperwandungen derselben erheblich eingedrückt; die Peribranchialräume erscheinen auf schmale Spalte reduziert. Ich habe aber nie hier eine Knospe festgeklemmt gesehen.

Ist der definitive Platz erreicht, so löst sich die zipfelförmige Anordnung der Phorocyten auf. Man beobachtet ein mehr oder weniger ungeordnetes Durcheinander. Schnitte durch diese Zone lassen mit ziemlicher Sicherheit den Schluß zu, daß die Zellen nach vollendetem Transport nicht wieder in den Mantel ausschwärmen, aus dem sie gekommen sind, sondern daß sie degenerieren und wahrscheinlich resorbiert werden. Das Chromatin des Kernes ballt sich zu einzelnen schwarzen Klumpen zusammen, Vakuolen treten gleichzeitig auf, das Zellplasma geht in ein nicht-färbbares Gerinnsel über, oder, und das scheint für die in der Nähe des Knospenkörpers gelegenen Zellen zu gelten, der langgestreckte Kern wandelt sich in eine einzige, äußerst intensive färbbare Masse um, die der Knospenepidermis platt anliegt.

Was nun Ursprung und Ende der Phorocyten bei anderen Tunicaten anlangt, so wies Korotneff (1904) die ektodermale Abkunft bei *Doliolum* nach. Barrois (1885) war geneigt, sie bei *Anchinia* für umgebildete Mantelzellen zu halten, bei *Dolchinia* wären sie nach Korotneff (1891) von großen, sehr lebhaft amöboid beweglichen Zellen abzuleiten, welche das Innere des „Colonialtubus" (Rückenfortsatz der hypothetischen Amme) erfüllen.

Bemerkenswert ist die Uebereinstimmung, welche in Bezug auf das Ende der Phorocyten zwischen *Anchinia, Doliolum* und *Dolchinia* einerseits und *Pyrosoma* andererseits besteht. Hier wie dort degenerieren die Zellen, und deshalb lassen sich z. B. bei *Doliolum* (Neumann 1906) die gleichen Bilder wie bei *Pyrosoma* beobachten: An fixierten Knospen sitzen allenthalben jene stark verlängerten, äußerst intensiv färbbaren Kerne.

2. Das Reifen der Geschlechtsdrüsen und die Beziehungen zwischen geschlechtlicher Vermehrung und Knospung.

Die Pyrosomen sind als Zwittertiere geschlechtlich thätig; sie vermehren sich aber auch ungeschlechtlich durch Knospung, und ihre Knospen bilden einen Stock, der naturgemäß in jedem Bildungsstadium Tiere verschiedensten Alters beherbergen muß. Diese Thatsachen bedingen eine Reihe gegenseitiger Beziehungen unter den Geschlechtsverhältnissen, die meines Wissens noch nicht zum Gegenstande planmäßiger Beobachtung gemacht wurden. Es soll daher untersucht werden das Verhältnis der Reife von Hoden und Ei, ferner das Verhältnis der Geschlechtsreife zur Knospungsreife und endlich auch das Verhältnis von Geschlechtsreife, beziehungsweise Knospungsreife einerseits, zum Alter des Einzeltieres andererseits.

a) Hoden- und Eireife.

Was das Verhältnis der Reife von Hoden und Ei anlangt, so sind a priori natürlich drei Fälle möglich, nämlich gleichzeitige Reife, männliche und weibliche Vorreife (Protandrie und Protogynie). Alle drei Fälle kommen bei den Pyrosomen vor, wenn auch der erste, die gleichzeitige Reife, meistens gewissermaßen einen vorübergehenden Zustand, ein Durch- oder Uebergangsstadium darstellt. Untersucht man kleinere und mittlere (etwa bis 5 cm lange) Stöcke von *P. atlanticum* oder *giganteum*, so findet man in den erwachsenen Ascidiozooiden neben einem entwickelten, mit Spermatozoen angefüllten Hoden ein winziges Ei. Der Hoden reift also viel früher als das Ei. Wenn auch in jüngsten Tieren Hoden und Ei etwa auf gleicher Entwickelungsstufe stehen, so eilt doch weiterhin die Ausbildung des Hodens der des Eies beträchtlich voraus. In älteren, etwa 10—15 cm langen Kolonien von *P. giganteum* zeigen die ältesten Ascidiozooide einen gewaltigen, noch immer Spermatozoen produzierenden Hoden, während vom Ei nichts mehr zu entdecken ist: Es gelangte inzwischen zur Reife, wurde befruchtet, entwickelte sich zum Cyathozooid mit den 4 Primärascidiozooiden und ist als „Viererkolonie“ schließlich ausgestoßen, geboren worden. Da der Hoden zeitlebens Samenfäden produziert, ist natürlich Selbstbefruchtung nicht ausgeschlossen, sondern bei der Nähe der Ausmündungsgänge beider Geschlechtsdrüsen sogar wahrscheinlich, wenn nicht etwa andere gegensetzliche Eigenschaften chemischer Natur von Ei oder Sperma desselben Tieres — wie sie im Pflanzenreiche häufiger vorkommen — jene ausschließen. Der Befruchtungsvorgang selbst ist am lebenden Tiere noch nicht beobachtet worden, und daher kann diese Frage zurzeit auch nicht beantwortet werden. Jedenfalls müssen wir *P. atlanticum* und *giganteum* als protandrische Arten bezeichnen, wenn auch mit einer Einschränkung.

In den eben erwähnten 10—15 cm langen Kolonien von *P. giganteum* zeigen nämlich die jüngeren, regellos zwischen den älteren Einzeltieren placierten Ascidiozooide das Ei in allen Stadien der Entwickelung, von der Furchung bis zur fertigen Viererkolonie, während der Hoden zwar entsprechend, aber doch relativ viel weniger entwickelt erscheint, so daß also bei-

spielsweise dem gefurchten oder in der Keimblätterbildung begriffenen Ei in der Regel ein unentwickeltes Hodenknöspchen ohne Spermatozoen ansitzt, dem entwickelten Cyathozooid oder der Viererkolonie aber natürlich ein reifer Hoden gegenübersteht. Somit ist hier in den jüngeren (späteren) Ascidiozooidgenerationen Selbstbefruchtung ausgeschlossen, und die Ascidiozooide selbst sind protogyn zu nennen. Wir stehen also vor der Thatsache, daß in den Stöcken von *P. giganteum* und *atlanticum* die älteren Ascidiozooidgenerationen protandrisch, die jüngeren protogyn sind. Wollen wir aber den Geschlechtscharakter der Kolonie (als solcher) angeben, so müssen wir sie als protandrisch bezeichnen; denn zuerst erfolgt die Reifung des Hodens irgend eines (älteren) Ascidiozooides.

Aller Wahrscheinlichkeit nach sind auch *P. triangulum* und die beiden so nahe verwandten Arten *P. spinosum* und *P. Agassizi* zu den protandrischen Arten zu zählen.

Von *P. triangulum* (nov. spec.) erbeutete die „Valdivia" nur ein 8 cm langes Stöckchen, in welchem die älteren Ascidiozooide neben einem recht unentwickelten Ei einen mit Spermatozoen erfüllten Hoden aufweisen.

P. spinosum wurde nur in einzelnen Bruchstücken von höchst wahrscheinlich sehr großen Kolonien gefischt. In den vollentwickelten Ascidiozooiden derselben übertrifft der Hoden das Ei gewaltig an Ausbildung. Die ältesten Einzeltiere dagegen bergen ein riesiges in Keimblätterbildung begriffenes Ei, der Hoden dagegen erscheint regelmäßig in einzelne Zellreste zerfallen, wobei ich allerdings nicht zu entscheiden wage, ob das hohe Alter desselben oder mangelnde Konservierung den Grund dafür bilden. Von dem nahe verwandten *P. Agassizi* erbeutete die „Valdivia" bis 17 cm lange, schlanke Kolonien, deren Ascidiozooide sämtlich der Geschlechtsorgane vollständig entbehren, was unten noch genauer erörtert werden soll. Dasselbe stellten schon Ritter und Byxbee (1905) an den etwa gleich großen Kolonien des „Albatross" fest. Wie ich (1911) durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. Krüger — Berlin mitteilen durfte, zeigen auch die über 1 m langen Stöcke dieser Art aus der Sammlung des Fürsten von Monaco keine Geschlechtszellen. Demnach kann in diesem besonderen Falle die Frage nach dem zeitlichen Verhältnis der Reife von Hoden und Ei nicht beantwortet, höchstens auf Grund der engen Verwandtschaft mit *P. spinosum* erschlossen werden.

Ganz anders als bei den genannten Arten [*P. giganteum, atlanticum, triangulum, spinosum* und *Agassizi*(?)] liegen die diesbezüglichen Verhältnisse bei *P. aherniosum*, *verticillatum* und *operculatum*.

Bei den Ascidiozooiden dieser Arten kann man schon bei oberflächlicher Beobachtung im rechten Peribranchial-, bezw. im Cloacalraum bereits fertige Viererkolonien antreffen, wenn der Hoden noch ein winziges, völlig unentwickeltes Knöspchen darstellt; und wenn der Hoden Spermatozoen produziert, haben die Ascidiozooide längst ihre Brut entleert. Somit ist bei den genannten Arten in diesen Fällen Selbstbefruchtung ausgeschlossen, jedoch nicht in allen, wie die genauere Beobachtung zeigt:

Schon Seeliger (1895) gab z. B. für *P. aherniosum* auch an, daß in den 4 Primärascidiozooiden erst der Hoden, dann das Ei reift. Ich kann diese Angabe für *P. aherniosum* durchaus bestätigen und habe dasselbe, und zwar noch viel klarer, bei *P. verticillatum* (nov. spec.) beobachten können. Während hier in den vier ersten Ascidiozooiden der Hoden das Ei ganz erheblich an Ausbildung übertrifft, jener auf der Höhe seiner Entwickelung steht, dieses aber noch

ganz unreif ist, zeigt in der 2. und noch mehr in der 3. Etage (vgl. oben S. 295 ff.) der Hoden eine geringere, das Ei dagegen eine fortgeschrittenere Entwickelung, so daß hier beide Organe in einem Tiere eine gleiche Ausbildung haben, z. B. beide reif sein können, womit Selbstbefruchtung natürlich gegeben wäre. In den folgenden Etagen (4—6) ändert sich nun dieses gegenseitige Verhältnis der Reife von Hoden und Ei in derselben Weise stetig, d. h. der Hoden bleibt mehr und mehr (in den Tieren gegen das offene Ende der Kolonie zu) hinter dem Ei zurück, oder, was dasselbe ist, dieses übertrifft an Ausbildung den Hoden um so mehr, je näher das Ascidiozooid an der Stockbasis liegt. So steht hier im unteren Teile der Kolonie in ein und demselben Ascidiozooid ein reifes, bezw. bereits bis zum Embryo entwickeltes Ei einem völlig unentwickelten Hoden gegenüber, und an der Spitze des Stockes besitzen die 4 ersten Ascidiozooide neben reifen Hoden unentwickelte Eier. Der Stock ist an der Spitze protandrisch, im unteren Teile protogyn, und in der Mitte kann gleichzeitig Reife vorherrschen, oder was dasselbe sagt, die älteren Ascidiozooidgenerationen sind protandrisch, die jüngeren protogyn.

Vergleicht man bei *P. verticillatum* also die Eier der Ascidiozooide der einzelnen Etagen miteinander, so zeigt sich etwa in 5—6-reihigen Stöcken, daß die Eier der 3. und 4. Etage am weitesten entwickelt sind, wobei in der Regel die Mehrzahl der Eier der 3. Etage noch fortgeschrittenere Stadien aufweist, als die der 4. Etage. Die Eier der Ascidiozooide in der 2. Etage sind wieder erheblich kleiner als die der Einzeltiere der 3. und auch als die der 4. Etage, obschon natürlich die Ascidiozooide der 4. Etage einige Generationen jünger und daher viel kleiner sind als die der 2. Die Eier der 4 Primärascidiozooide stehen wiederum an Größe hinter denen der Tochtertiere der 2. Etage zurück. Natürlich sind somit die Eier der Primärascidiozooide am meisten verschieden von denen der Individuen der 3. und 4. Etage, und zwar sind eben die Eier dieser Ascidiozooide der 3. und 4. Etage erheblich viel größer als die der Primärascidiozooide, was jedenfalls bemerkenswert erscheint, wenn man bedenkt, daß die Einzeltiere der 4. Etage um viele Generationen jünger sind als die Primärascidiozooide und kaum $^1/_2$—$^2/_3$ von deren Größe besitzen. Stehen doch die Eier der 4 ersten Ascidiozooide erst auf der Entwickelungsstufe der Eier der 5. bezw. 6. Reihe, deren Ascidiozooide etwa $^1/_3$ von der Größe der Primärascidiozooide besitzen.

Es zeigt sich also, daß die Entwickelung der weiblichen Geschlechtsdrüsen eines Ascidiozooids (bis zu einer gewissen Grenze) um so schneller erfolgt, je jünger die Generation ist, welcher dasselbe angehört. Die Gründe hierfür sollen unten erörtert werden. Daß die Ausbildung des Hodens zu der des Eies in umgekehrtem Verhältnis steht, wurde oben schon angegeben. Die Entwickelung des Hodens hält vielmehr mit der des Ascidiozooids selbst gleichen Schritt. Man könnte daher das Ergebnis auch so fassen: Die Tendenz zur weiblichen Vorreife ist um so stärker ausgeprägt, je jünger (bis zu einer gewissen Grenze) die Ascidiozooidgeneration ist.

Natürlich müssen auch ältere Stöcke dieses Verhalten zeigen, und zwar muß dasselbe in den verschiedenen, leichter zu beobachtenden Embryonalstadien noch klarer zum Ausdruck kommen. Es sei daher gestattet, diese Verhältnisse noch an einem etwas älteren, achtreihigen Stöckchen von *P. verticillatum* zu verfolgen. Es zeigt sich wieder, daß die weiblichen Geschlechtsdrüsen der Ascidiozooide der mittleren Reihen (2—4) die stärkste Entwickelung gehabt

hatten, und zwar wieder (wie oben) in der Reihenfolge 3., 4., 2. Etage; denn von den 11 Ascidiozooiden der 3. Reihe haben bereits 9 (also etwa $^3/_4$) ihre Embryonen als „Viererkolonien" ausgestoßen, von den 13 Einzeltieren der 4. Reihe haben bereits 4 (also etwa $^1/_3$), von den 8 Ascidiozooiden der 2. Reihe schon 2 (also $^1/_4$) ihren Embryo geboren, und von den 14 Individuen der 5. Reihe hat bereits eines seine Brut entlassen. Die 4 Primärascidiozooide enthalten dagegen noch alle ihren Embryo.

Vergleicht man die Entwickelungsstadien der Embryonen der 1. und 5. Reihe, so ergiebt sich, daß die ältesten Embryonen der 5. Reihe weiter entwickelt sind (Stadium L von Salensky) als der älteste Embryo der Primärascidiozooide (Stadium J bei Salensky). Während ferner die sämtlichen Embryonen der 5. Reihe bereits in den rechten Peribranchialraum des Muttertieres übergetreten sind, erscheinen die 15 Eier der 6. Reihe noch im Ovar eingeschlossen. Sie sind zum Teil gefurcht und in Keimblätterbildung begriffen, also alle jünger als der jüngste Embryo der Primärascidiozooide. Die Eier der vorletzten, 7. Reihe sind weniger entwickelt, und natürlich noch mehr die der letzten, noch unvollständigen (aus 9 sehr kleinen Individuen bestehenden) Reihe. Zieht man einen Vergleich zwischen der Anzahl der trächtigen und unreifen Ascidiozooide, so frappiert die erstaunliche Produktivität des jungen $1^1/_2$ cm langen Stöckchens. Wenn wir von den 9 eben erst fixierten, sehr kleinen Individuen der 8., unvollständigen Etage absehen, so haben von den 89 Ascidiozooiden 50 bereits verschieden weit entwickelte Embryonen, von denen 16, also nahezu ein Drittel, bereits aus den mittleren Reihen geboren wurden, 15 Individuen besitzen entwickeltere und 14 noch unentwickelte Eier.

Von einem noch älteren neunreihigen Stocke sei nur erwähnt, daß bereits die sämtlichen Embryonen der 4. und 3. Reihe ausgestoßen waren.

Bei *P. aherniosum* liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Nur eins fällt beim Vergleich mit *P. verticillatum* in die Augen: Die Unterschiede in der Entwickelung der weiblichen Geschlechtsdrüsen zwischen den älteren und jüngeren Ascidiozooidgenerationen sind nicht so groß wie bei *P. verticillatum*; die Tendenz zur weiblichen Vorreife scheint nicht so stark zu sein. Die Entwickelung der Eier verläuft in den jüngeren Ascidiozooidgenerationen nicht so außerordentlich rasch wie bei *P. verticillatum,* während sie gleichzeitig in den älteren (besonders den 4 Primärascidiozooiden) nicht so stark gehemmt erscheint. So zeigen in einem 9 mm langen, vierreihigen Stöckchen — die 4. Reihe ist mit 4 Einzeltieren noch unvollständig — die 7 Ascidiozooide der 2. Etage Eier, die nur sehr wenig weiter entwickelt sind, als die ihrer Muttertiere, der 4 Primärascidiozooide (von deren Eiern noch keines gefurcht ist, während von jenen die Hälfte junge Keimscheiben besitzen). Die Eier der 3. Etage aber stehen, nach der geringeren Größe zu schließen, in der Entwickelung hinter denen der Primärascidiozooide ganz erheblich zurück (sind noch nicht befruchtungsfähig). Dieses Stöckchen ist außerdem wieder ein Beispiel für die außerordentlich frühzeitig eintretende Geschlechtsthätigkeit (Fruchtbarkeit) dieser protogynen Art, denn von den 24 Tieren des Stockes besitzen bereits 18 wohlentwickelte, zum Teil gefurchte Eier.

Aeltere Stöcke von *P. aherniosum* lassen denselben eben gekennzeichneten Unterschied erkennen. In dem oben S. 302 genannten achtreihigen Stöckchen mit der Altersfolge 1 5 3 2 4 6 7 8 haben nicht nur die Ascidiozooide der 3. Etage (die dem Alter nach die 2. darstellen würde), sondern auch 3 Primärascidiozooide (das 4. ist ein viel jüngeres, später eingewandertes

Tier), sämtliche Embryonen ausgestoßen. Von den Einzeltieren der 4., 5. und 2. Etage (dem Alter nach der 3., 4. und 5.) hat dagegen noch keines geboren, die ältesten Embryonalstadien dieser Reihe gleichen dem Stadium L bis M bei Salensky. Vergleicht man diese Angaben mit denen, die über das achtreihige Stöckchen von *P. verticillatum* eben gemacht wurden, so tritt der Unterschied deutlich hervor. Bei *P. aherniosum* sind die ältesten Embryonen der 4. und 5. Reihe erheblich jünger als die der Primärascidiozooide, bei *P. verticillatum* dagegen bedeutend älter.

Daß den jüngeren Ascidiozooidgenerationen die Tendenz zur weiblichen Vorreife innewohnt, an welchem Platze in der Kolonie sie auch zur Entwickelung und geschlechtlichen Thätigkeit gelangen, zeigt das eben erwähnte junge Ascidiozooid, welches an Stelle des geschwundenen Primärascidiozooids getreten war. Es hat etwa die Größe eines Individuums der 7. Reihe und zeigt genau dieselbe (verhältnismäßig) fortgeschrittene Ausbildung des Eies und die kümmerliche des Hodens wie ein Ascidiozooid der 7. Reihe.

Fragt man nach der Geschlechtsqualität dieser Arten (*P. aherniosum* und *verticillatum*), so wird man sie als protogyn bezeichnen dürfen, wenigstens in dem Sinne, daß bei weitem die Hauptmasse der Ascidiozooide zuerst weiblich thätig ist; höchst wahrscheinlich aber reift sogar in den meisten Fällen das Ei irgend eines Ascidiozooids (einer mittleren Etage), ehe der Hoden irgend eines (Primär-)Ascidiozooids Spermatozoen produziert.

Für *P. operculatum* (nov. spec.) bin ich nicht in der Lage angeben zu können, ob die Primärascidiozooide und die ihnen folgenden ältesten Ascidiozooidgenerationen ebenfalls (wie die von *P. aherniosum* und *verticillatum*) zuerst den Hoden zur Reife bringen, da das einzige von der Expedition erbeutete Stöckchen von $5^1/_2$ cm Länge bereits aus einigen 100 Einzeltieren besteht und natürlich diese Verhältnisse nicht mehr zu beobachten gestattet. Aber zu den protogynen Arten zählt *P. operculatum* sicher; ja es dürfte vielleicht bei dieser Art die weibliche Vorreife der Ascidiozooide am extremsten in die Erscheinung treten. In den nahe am offenen Ende der Kolonie gelegenen jungen Ascidiozooiden lassen sich entwickelte Embryonen neben einem so unentwickelten, winzig kleinen Hoden beobachten, daß man Mühe hat, ihn überhaupt aufzufinden. Von den entwickelten Ascidiozooiden der Kolonie dagegen besitzt nicht ein einziges neben dem reifen Hoden noch ein in Entwickelung begriffenes Ei oder etwa eine „Viererkolonie"; sie haben also sämtlich schon längst geboren. Somit ist auch dieser ältere Stock am Ende, d. h. in seinen jüngsten Ascidiozooidgenerationen, protogyn, in seinen übrigen Teilen dagegen sind die älteren Einzeltiere alle zurzeit männlich thätig. Insofern zeigt dieser ältere Stock von *P. operculatum* jene fortgeschrittenen Geschlechtsverhältnisse einer protogynen Art, wie wir sie auch für ältere Stöcke von *P. aherniosum* und *verticillatum* postulieren müssen, die aber wegen der Kleinheit der Kolonien (bis 2 cm) hier noch nicht in Erscheinung treten können. Am nächsten kommt diesen Verhältnissen jenes oben (S. 311) erwähnte Stöckchen von *P. verticillatum*, bei welchem von den 75 trächtigen, d. h. mit befruchtungsfähigen Eiern und Embryonen ausgestatteten Ascidiozooiden bereits 16 geboren hatten.

Ob die extreme weibliche Vorreife der späteren (jüngeren) Ascidiozooidgenerationen bei *P. operculatum* den Schluß rechtfertigt, daß auch die 4 Primärascidiozooide dieser Art protogyn (und nicht protandrisch, wie die von den beiden anderen weiblich vorreifen Arten, *P. aherniosum* und *verticillatum*) sind, werden weitere Beobachtungen an jungen Kolonien dieser Art lehren

müssen. Ich möchte diesen Schluß nicht für zwingend halten, wohl aber könnte jenes extreme Verhalten eine thatsächliche Protogynie des Stockes verbürgen, d. h. es dürfte das Ei irgend eines Tieres eher befruchtungsfähig sein, als der Hoden irgend eines anderen der Kolonie Sperma produziert.

Vergleicht man die als protandrisch bezeichneten Arten mit den protogynen, so sind letzten Endes die Verhältnisse hinsichtlich des Wechsels in der Geschlechtsqualität der aufeinander folgenden Ascidiozooidgenerationen bei beiden dieselben. Denn wir sahen bei den protandrischen Stöcken von *P. giganteum* und *atlanticum*, daß die Primärascidiozooide und die folgenden älteren Ascidiozooidgenerationen jedenfalls zuerst den Hoden zur Reifung bringen, die jüngeren Generationen in den (12—15 cm langen) Kolonien aber zuerst die Eier reifen lassen. In den eben beschriebenen protogynen Stöcken ist genau dasselbe verwirklicht. Der Unterschied besteht nur darin, daß die Zahl der aufeinander folgenden protandrischen Generationen in den protogynen Stöcken sehr klein, bei den protandrischen Stöcken dagegen sehr groß ist; in den protogynen Stöcken sind es 1—2 Etagen mit vielleicht 12—15 Ascidiozooiden, in den protandrischen dagegen viele 100 Einzeltiere. Die weibliche Geschlechtsreife tritt, zum Alter des Stockes in Beziehung gesetzt, in den protogynen Stöcken sehr frühe, in den protandrischen sehr spät ein. Und weil während dieser längeren Zeit die protandrische Kolonie durch lebhafte Knospung mächtig vergrößert und deshalb die regelmäßige Anordnung der Ascidiozooide in Ringen oder Etagen längst verlassen worden ist, können solche größere protandrische Stöcke auch nicht jene oben bezeichnete scharfe Sonderung der geschlechtlich verschieden qualifizierten Ascidiozooide zeigen (die Spitze protandrisch, die Basis protogyn), wie die kleinen protogynen Stöckchen, obschon die Verhältnisse hier wie dort dieselben sind: Die älteren Ascidiozooidgenerationen sind zuerst männlich, hierauf weiblich und zugleich männlich thätig, die jüngeren, späteren dagegen zuerst weiblich und hierauf männlich.

b) Knospungsreife und Geschlechtsreife.

Die Ursache dieser Verschiedenheit in der Geschlechtsqualität liegt vielleicht mitbegründet in dem Verhältnis der Knospungsreife zur Geschlechtsreife.

Untersucht man die Primärascidiozooide von „Viererkolonien", wie sie nach völliger Resorption des Cyathozooids im rechten Peribranchial- bezw. bei anderen Arten im Cloacalraum des Muttertieres gelegen sind, so sieht man an der ventralen Hinterseite bereits den Stolo in Form eines kleinen Knöspchens hervorragen, d. h. die 4 Primärascidiozooide beginnen, noch lange bevor sie ihre definitive Größe erreicht haben, selbst Knospen abzuschnüren, welche sich in gesetzmäßiger Weise dorsal über diesen ihren Muttertieren placieren (vgl. oben S. 296). Auch diese Tochterindividuen beginnen, ebenfalls noch relativ unentwickelt, alsbald wieder mit der Knospenproduktion. Die Geschlechtsdrüsen, insbesondere die Eier, erweisen sich in diesen jungen knospenden Tieren als ganz unentwickelt. Wir stehen also vor der Thatsache, daß die Primärascidiozooide und die folgenden von diesen abstammenden Ascidiozooidgenerationen zunächst ausschließlich ungeschlechtlich, knospend, thätig sind, daß die Knospungsreife also lange vor der Geschlechtsreife eintritt. Die

Knospenproduktion beeinflußt nun offenbar die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen in bestimmter Weise:

Es war schon Kowalevsky (1875) bekannt, daß die Primärascidiozooide und auch die Ascidiozooide aller kleineren Stöcke (also die älteren Generationen) sich von sonst gleichentwickelten Individuen alter Kolonien dadurch unterscheiden, daß die Geschlechtsorgane, und zwar besonders die Eier, in den Ascidiozooiden kleinerer Stöcke viel weniger ausgebildet sind. Der kolossale Materialverbrauch bei der raschen und andauernden Knospung bedingt eine Entwickelungshemmung der Geschlechtsprodukte im allgemeinen, und im besonderen der Eier, vielleicht, weil die Entwickelung der Dottermassen ungleich mehr Ansprüche an das gleichzeitig knospende Tier stellt als die des Hodens. Jedenfalls sehen wir, daß während der Knospung der Hoden langsam weiterwächst, die Entwickelung des Eies aber stark gehemmt oder zunächst wohl oft ganz unterbunden erscheint.

Weil nun, wie festgestellt, die Primärascidiozooide und die ersten Ascidiozooidgenerationen ausschließlich knospen, während der Knospung sich aber nur der Hoden weiterentwickelt, erscheinen diese stets protandrisch.

In den Stöcken von *P. giganteum* und *atlanticum* geschieht anscheinend die Knospenproduktion nicht nur rascher, sondern sie setzt sich vor allem ununterbrochen durch eine viel größere Anzahl von Ascidiozooidgenerationen fort, als in den Stöcken von *P. aherniosum* und *verticillatum,* wo schon in den Ascidiozooiden der 4. Etage die Knospung zum Stillstand kommt, und zwar anscheinend durch die Entwickelung der Eier (siehe unten). Weil aber eben hier wie dort nur der Hoden während der Knospenproduktion sich weiterentwickelt, erscheinen jene Stöcke von *P. giganteum* und *P. atlanticum* protandrisch, die von *P. aherniosum* und *verticillatum* dagegen nur an der Spitze männlich vorreif, nämlich in den Primär- und unmittelbar folgenden Ascidiozooiden. So würde also die männliche Vorreife als eine Folge der frühzeitig vorhandenen Knospungsreife erscheinen.

In den Stöcken von *P. aherniosum* und *verticillatum* besteht nun die Tendenz, die wie überall zunächst ausschließlich geübte Knospung sehr bald zu gunsten der Entwickelung der Eier abzubrechen. Denn wir finden, daß in den späteren, also jüngeren Ascidiozooidgenerationen, welche die 4. Etage und die folgenden Ringe aufbauen, immer erst das Ei zur Ausbildung gelangt, ehe das betreffende Ascidiozooid überhaupt Knospen abschnürt. Diese jüngeren Tiere sind also erst (ohne zu knospen) ausschließlich geschlechtlich thätig, und zwar weiblich.

Während also in diesen Stöcken die 4 Primärascidiozooide und ihre ältesten Tochtertiere **zuerst** die junge Kolonie durch Knospung aufbauen und dann nebenher Spermatozoen hervorbringen, sorgen die späteren Generationen durch Produktion von Eiern **zuerst** für die Erhaltung der Art. Später, im höheren Alter der Kolonie kehrt sich das Verhältnis natürlich um: Die ältesten Tiere (normalerweise zuletzt die 4 Primärascidiozooide) werden bei gleichzeitiger Samenproduktion weiblich geschlechtsreif, während sich die jüngeren Generationen dem Knospungsgeschäft, also der Vergrößerung der Kolonie widmen und nebenher durch Samenproduktion männlich geschlechtsthätig sind.

In den protandrischen Kolonien von *P. giganteum* und *atlanticum* sind die älteren Ascidiozooidgenerationen (und zwar eine sehr viel größere Zahl als bei den protogynen Stöcken), wie ausgeführt, ebenfalls zuerst ausschließlich knospend thätig; hierauf werden sie, weiter knospend, männlich und endlich weiblich geschlechtsreif. Ob die jüngeren, zuerst weiblich geschlechtsthätigen Generationen der großen Stöcke vorher nicht knospen (wie die entsprechenden Ascidiozooide in den protogynen Stöcken), konnte ich wegen der Unübersichtlichkeit der Verhältnisse in diesen alten Kolonien nicht sicher entscheiden.

Wie nun anscheinend die Entwickelung besonders der weiblichen Geschlechtsdrüsen und deren Produkte durch langandauernde, lebhafte Knospung hemmend beeinflußt wird (z. B. sicher wohl in den Primärascidiozooiden), so ist es zweifellos, daß die einmal begonnene Ausbildung des Eies die Knospungsfähigkeit der betreffenden Ascidiozooide hemmend beeinflußt:

In den Stöcken von *P. aherniosum* und *verticillatum* beginnen die Ascidiozooide der 2. und 3. Etage, während sie noch in der Periode der Knospung stehen, mit der Entwickelung des Eies. In den Ascidiozooiden von der 4. Reihe an hebt dagegen, wie ausgeführt, die Entwickelung der Eier an, ehe das Individuum überhaupt geknospt hat. Bei jenen Ascidiozooiden (der 2. und 3. Etage) kann man, ebenso wie bei entsprechenden Tieren in protandrischen Stöcken vielfach unzweifelhaft konstatieren, daß Knospung und Eientwickelung sich geradezu ausschließen, daß also z. B., wo ein weitentwickeltes Ei vorliegt, der Stolo eine unentwickelte Knospe trägt und umgekehrt; wo in einem gleichaltrigen Ascidiozooid derselben Reihe eine abwanderungsfähige Knospe am Stolo sitzt, ist das Ei recht wenig entwickelt; endlich können Knospe und Ei desselben Tieres auch mittlere Ausbildung zeigen. Die gegenseitige Beeinflussung kann natürlich nur so lange währen, als Knospe und Ei vom Muttertiere zehren, also bis zur Abschnürung der Knospe einerseits und andererseits bis zum Uebertritt des Embryos in den Cloacal- bezw. rechten Peribranchialraum, das ist also während der Dotterbildung, Furchung und Keimblätterbildung. Ob nun auch die Knospung wieder lebhaft einsetzt, sobald nach dem Austritt der am Cyathozooid entstehenden tetrazooiden Kolonie aus dem Ovar der Materialanspruch vom Mutterascidiozooid gewissermaßen auf das Cyathozooid mit seinem Dottersack übergeht, oder ob die Knospungsfähigkeit nach der weiblichen Zeugung herabgesetzt wird oder gar erlischt, konnte ich aus dem Material nicht sicher ersehen.

Es sei aber bemerkt, daß in den Stöcken (von *P. aherniosum* und *P. verticillatum*), welche in der Periode der weiblichen Geschlechtsthätigkeit stehen (deren entwickeltere Ascidiozooide also, wie in dem oben S. 311 beschriebenen Stock von *P. verticillatum*, alle fortgeschrittene Embryonen tragen), auch bei den Einzeltieren Knospen recht spärlich zu beobachten sind, welche ihre „Viererkolonie“ bereits ausgestoßen haben. Dieser Umstand würde also vielleicht dafür sprechen, daß die Knospungsfähigkeit des Ascidiozooids mit dem Hervorbringen und Austragen der weiblichen Frucht ihren Höhepunkt überschritten hat und allmählich zum Stillstand kommt.

Es sei gestattet, zu der gegenseitigen Beeinflussung von Knospung und weiblicher Geschlechtsthätigkeit ein besonders durchsichtiges Beispiel vorführen zu dürfen, welches in geradezu schematischer Weise alle bisher besprochenen Beziehungen erkennen läßt.

In einem neunreihigen Stöckchen (9. Reihe noch unvollständig mit 6 Ascidiozooiden) von

P. verticillatum besitzen die Ascidiozooide der 3. und 4. Etage die am weitesten entwickelten Eier, von denen einige schon gefurcht sind; es mag das älteste der 3. Etage sogar etwas fortgeschrittener sein, als die ältesten der 4. Was aber sofort auffällt, ist der Umstand, daß die Eier der 4. Etage außerordentlich gleichmäßig entwickelt sind, die der 3. aber auffällig verschieden, neben sehr kleinen liegen in Furchung befindliche, obschon die Ascidiozooide keineswegs verschieden an Größe, sondern im Gegenteil sehr gleichmäßig entwickelt sind. Und dasselbe gilt für die 2. Reihe, nur mit dem Unterschiede, daß die Eier dieser zwar älteren Ascidiozooide wieder kleiner sind, als die der jüngeren Einzeltiere der 3. Etage (siehe oben). Der Grund für die Ungleichheit der Eier in doch gleichaltrigen Tieren der 2. und 3. Etage einerseits und andererseits für die gleiche Entwickelung der Eier der 4. Etage und auch der folgenden Etagen (5—8) wird sofort klar, wenn man die Knospen in den betreffenden Reihen studiert. In Reihe 4—8 kann von Knospung eigentlich noch nicht gesprochen werden, zeigen doch die Ascidiozooide der 4. Reihe erst die frühesten Anfangsstadien (etwa das von Fig. 1 und 2, Taf. XXXVI). Bei den Ascidiozooiden der folgenden Reihen (5—8) treten die Stolonstränge eben aus dem Körper des Muttertieres hervor. Von den Knospen der 4. bis zu denen der 3. Reihe ist nun aber ein gewaltiger Sprung in der Entwickelung nach vorwärts bemerkbar; denn von den 10 Ascidiozooiden der 3. Reihe hat eines bereits eben eine Wanderknospe abgeschnürt, welche an der rechten (nicht linken) Flanke des Muttertieres nach hinten zieht, weil hier durch den Schwund eines Ascidiozooids eine breite Lücke entstanden ist; 3 weitere Knospen stehen unmittelbar vor der Abschnürung. Die 4 Mutterascidiozooide dieser Knospen besitzen nun in der That die am geringsten entwickelten, kleinsten Eier unter sämtlichen 10 Individuen der 3. Etage. Umgekehrt bergen die 3 Ascidiozooide mit den großen Eiern die kleinsten Knospen, 3 Ascidiozooide besitzen je eine mittlere Knospe und je ein Ei mittleren Stadiums, das letzte Ascidiozooid der Reihe endlich trägt ein mittleres Ei und eine sehr kleine Knospe, stellt also scheinbar eine Ausnahme dar, allein hier macht die genauere Untersuchung des distalen Endes es wahrscheinlich, daß bereits eine große Knospe abgeschnürt wurde, welche die Hemmung in der Entwickelung des Eies gebildet haben dürfte.

In der 2. Reihe sind die Verhältnisse fast ebenso scharf ausgeprägt: Von den 8 Individuen haben 4 Einzeltiere Knospen, die vor der Abschnürung stehen, und daneben je 2 Ascidiozooide sehr kleine, die beiden anderen etwas fortgeschrittenere Eier. 2 Individuen besitzen Knospe und Ei in mittleren Entwickelungsstadien, und 2 Tiere kleine Knospen und dazu ein sehr großes, bezw. ein mittleres Ei. Die 4 Primärascidiozooide endlich stehen noch mitten in der Periode der Knospung, sind also alle mit großen Knospen versehen und besitzen dementsprechend sehr unentwickelte Eier, aber einen reifen Hoden.

Ueberblicken wir nun das Verhältnis von Knospung und geschlechtlicher Thätigkeit, so zeigt sich, daß in allen Stöcken zuerst geknospt wird, in den protandrischen nur viel länger, durch eine viel größere Anzahl von Generationen hindurch, als in den protogynen. Hierauf bringt bei gewissen, den protogynen Arten, eine geringe Anzahl älterer Individuen zuerst Samen, die Hauptmasse der folgenden Ascidiozooidgenerationen (gleichzeitig) aber zuerst Eier hervor. Später kehrt sich natürlich das Verhältnis um. Bei anderen, den protandrischen Arten, erzeugt eine große Anzahl älterer Ascidiozooid-

generationen Samen, dann Eier, die jüngeren Generationen (im höheren Stockalter) umgekehrt zuerst Eier, dann Samen. Während aber Eientwickelung und Knospung sich gegenseitig hemmen oder gar aufheben, geht die Entwickelung des Hodens stets neben der Knospenproduktion einher.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß in allen Fällen die 4 Primärascidiozooide zuerst ausschließlich knospen, also ungeschlechtlich thätig sind, und ebenso die von ihnen auf diesem Wege erzeugten zunächst folgenden ältesten Tochtertiere. Die geschlechtliche Thätigkeit setzt bei diesen ersten Generationen stets danach ein.

Es herrscht also in den Pyrosomenstöcken die Tendenz, auf jeden Fall erst den Bestand der Kolonie, gewissermaßen des Individuums, zu sichern, und darauf durch Neugründung von Kolonien vermittelst geschlechtlicher Thätigkeit die Erhaltung der Art zu garantieren.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß auch Abweichungen von den eben beschriebenen Beziehungen zwischen Knospung und geschlechtlicher Vermehrung vorkommen. Insbesondere beobachtet man bei protogynen Arten zuweilen, z. B. bei *P. aherniosum* und *verticillatum*, daß die Knospung durch eine größere Anzahl älterer Ascidiozooidgenerationen hindurch fortgesetzt wird als gewöhnlich, die Tendenz zur weiblichen Vorreife sich also erst in späteren Generationen bemerkbar macht. Diese Stöcke bilden gewissermaßen einen Uebergang zum Verhalten der protandrischen Arten. Da nun der Hoden, wenn auch langsam, sich während der Knospung weiterentwickelt, erscheint der junge Stock der protogynen Art protandrisch. Die Gegenüberstellung der beiden eben besprochenen sieben- bezw. neunreihigen Stöcke von *P. verticillatum* läßt schon diesen Unterschied erkennen. Bei dem achtreihigen besitzen von den 98 überhaupt vorhandenen Ascidiozooiden 50 fertige Embryonen (von denen 16 bereits ausgestoßen sind), und 15 Individuen entwickeltere Eier; das neunreihige Stöckchen besteht aus 103 Ascidiozooiden, von denen einige (3—4) als höchstentwickelte Stadien gefurchte, alle übrigen dagegen weniger ausgebildete bis ganz unentwickelte Eier besitzen. Die Entstehung geburtsreifer Embryonen liegt also noch weit zurück. Die Eier der kaum halberwachsenen Tiere der 6. Reihe sind in jenem achtreihigen Stocke weiter fortgeschritten, als die ältesten Eier (der 3. Etage) in dem neunreihigen Stocke. Auch von *P. aherniosum* enthält das Material siebenreihige Stöcke mit durchaus unentwickelten Eiern. Es findet sich aber auch der oben erwähnte vierreihige Stock von *P. aherniosum* (wobei die 4. Reihe noch unvollständig) mit 24 Tieren, von denen 18 bereits wohlentwickelte, zum Teil gefurchte Eier besitzen. Das Extremste in dieser Hinsicht aber zeigt jenes schon oben erwähnte 3 cm lange Stöckchen von *P. verticillatum* mit rund 300 Ascidiozooiden in 20 regelmäßigen, dicht aneinander liegenden Reihen mit noch völlig unentwickelten Geschlechtsorganen. Hier hielt also eine allerdings fabelhafte Knospenproduktion durch auffällig zahlreiche Ascidiozooidgenerationen die Entwickelung der Geschlechtsorgane ganz besonders lange zurück.

c) Vermehrung und Stockgrösse.

Die eben geschilderten Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Thätigkeit haben noch eine weitere wichtige Folge.

Man könnte die Verhältnisse auch so zusammenfassen: Wo lange Zeit, d. h. durch viele Generationen hindurch, geknospt wird, haben wir protandrische Stöcke, wo die Knospung (vorläufig) frühzeitig abgebrochen wird, ist der Stock protogyn. In den protandrischen Stöcken sind also die Ascidiozooide länger knospend, d. h. stockbildend thätig, ehe die weibliche Geschlechtsthätigkeit, die Entwickelung der Eier, beginnt, wobei ja das von den Tieren des Stockes erzeugte Material diesem selbst verloren geht. Es werden somit protandrische Stöcke nach einem gewissen Alter aus einer größeren Anzahl geknospter Ascidiozooide sich zusammensetzen, somit stets größer sein müssen, als die protogynen, deren Ascidiozooide während der Eientwickelung und Furchung nicht knospen, sondern vielmehr Substanz der Kolonie in den Embryonen (zur Erhaltung der Art) abgeben. Vergleicht man daraufhin die protogynen Arten mit den protandrischen, so zeigt sich in der That, daß z. B. die protandrischen Kolonien von *P. atlanticum* und *P. giganteum* im Maximum stets erheblich viel größer sind, als etwa die protogynen von *P. aherniosum* und *verticillatum*. Es fanden Peron (1804) und Huxley (1851) Kolonien von *P. atlanticum*, die 16, bezw. 25 cm lang waren. Ritter (1905) berichtet, daß die größten bis jetzt erbeuteten Kolonien von *P. giganteum* eine Länge von 60 cm besaßen, während die bis jetzt durch die „Plankton- und Deutsche Tiefsee-Expedition“ bekannt gewordenen längsten Stöckchen von *P. aherniosum* und *verticillatum* 3 cm messen (siehe unten).

Aller Wahrscheinlichkeit nach gehören, wie bemerkt, zu den protandrischen Stöcken auch die beiden so nahe verwandten Arten *P. spinosum* und *P. Agassizi*. *P. spinosum* ist die größte bekannte Pyrosomenart; beobachteten doch Bonnier und Perez (1902) im Indischen Ozean Stöcke bis zu 4 m Länge. Mir standen nur Bruchstücke riesiger Kolonien zur Verfügung, aber ich habe in keinem einzigen Falle Embryonen, sondern nur gefurchte Eier beobachtet, obgleich anscheinend die Stöcke sehr alt waren, so daß anzunehmen ist, bei *P. spinosum* wird das „Brutgeschäft“ recht lange hinausgeschoben, vorher findet nur Knospung und Spermaproduktion statt und deshalb die riesige Größe der Kolonien.

Für *P. Agassizi* dürfte die oben mitgeteilte Stockgröße von über 1 m die Vermutung bestätigen, daß diese Art zu den protandrischen zu zählen sein wird.

So erscheint also die den verschiedenen Arten eigene Stockgröße als eine Folge ihrer geschlechtlichen Verhältnisse; protandrische Formen bilden große, protogyne kleine Kolonien.

d) Geschlechtsreife und Alter des Einzeltieres.

Diese extremen Größenverhältnisse der Stöcke bei den verschiedenen Arten werden ferner begünstigt oder mitbedingt von dem Verhältnis des Eintrittes der Geschlechtsreife zum Alter des Einzeltieres. Da gilt denn, daß die weibliche Vorreife, also die Reife des Eies, in den protogynen Tieren sehr frühe, die männliche Vorreife, die Samenproduktion des Hodens, in den protandrischen Individuen dagegen stets erst in höherem Alter des Tieres erfolgt. Die Gründe für dieses Verhalten dürften in dem beschriebenen Verhältnis der Knospungsreife zur Geschlechtsreife liegen: Da während der früh einsetzenden und fortdauernden Knospenproduktion der Hoden nur langsam weiterwächst, erlangt eben das Tier bis zur Reife desselben ein höheres Alter. Und anderer-

seits erfolgt in den protogynen Individuen die Eientwickelung, bevor die Knospung eingesetzt hat; in dem Alter, wo die protandrischen Ascidiozooide knospen, entwickelt sich in den protogynen das Ei.

Schon Seeliger (1895) hob hervor, daß in den Stöcken von *P. aherniosum* $2^1/_2$—3 mm lange, also noch junge Tiere — die alten messen 5 mm — bereits wohlentwickelte Embryonalkolonien besitzen, so daß es zweifellos ist, daß hier die weibliche Geschlechtsreife eintritt, bevor das Ascidiozooid seine volle Größe erreicht hat. Während in seinem Körper die Embryonalentwickelung sich vollzieht, wächst das Muttertier und erreicht erst seine definitive Größe, nachdem die Viererkolonie bereits ausgestoßen ist. Seeliger möchte, aber wohl nicht ganz mit Recht, diese Erscheinung mit der Pädogenese und mit der von Chun bei Ctenophoren beobachteten Dissogonie vergleichen.

Ich kann die eben mitgeteilten Beobachtungen Seeligers auch für *P. verticillatum* und *operculatum* bestätigen. Es ist geradezu erstaunlich, in welch jugendlichem Alter die nahe der offenen Basis gelegenen Ascidiozooide ihre Eier zur Reife bringen. Sie besitzen in der That oft nur die halbe Größe oder ein Drittel von der der ältesten Tiere (vgl. oben S. 310), sind also selbst fast noch Knospen zu nennen. Andererseits erscheint die Reife des Hodens in den Ascidiozooiden von *P. atlanticum* und noch mehr in denen von *P. giganteum* nahezu bis zu dem Zeitpunkt hinausgeschoben, wo das Tier seine definitive Größe erreicht hat. So kommt es, daß z. B. in einem 3,5 cm langen Stock von *P. atlanticum* oder in einer 5 cm langen Kolonie von *P. giganteum* meist noch keine reifen Hoden entwickelt sind.

In den protandrischen Ascidiozooiden (von *P. giganteum* und *atlanticum* z. B.) kommen natürlich die Eier im späteren Alter des Tieres zur Entwickelung; denn es reift eben erst der Hoden; in den protogynen Individuen gilt dasselbe vom Hoden, weil eben das Ei erst reift. So kommt es, daß z. B. in einem 9 cm langen, aus Hunderten von Einzeltieren bestehenden Stocke von *P. giganteum* noch keine Embryonen vorhanden sind, während bei *P. aherniosum* und *verticillatum* in 1 cm langen Stöckchen fertige Viererkolonien geboren werden können.

e) Knospungsreife und Alter des knospenden Tieres.

Was endlich das Verhältnis des Eintrittes der Knospungsreife zum Alter des knospenden Tieres anlangt, so wurde bereits erwähnt, daß die 4 Primärascidiozooide mit der Knospenproduktion sehr frühe beginnen, lange bevor sie erwachsen, vielmehr selbst noch Knospen sind. Man kann meist bereits bei der eben geborenen Viererkolonie ein winziges Knöspchen unmittelbar hinter dem Endostyl herauswachsen sehen, zu einer Zeit also, wo alle anderen Organe des jungen Ascidiozooids, insbesondere auch die Geschlechtsdrüsen, noch völlig unentwickelt sind und dasselbe kaum $^1/_6$—$^1/_5$ seiner definitiven Größe erreicht haben dürfte. Wenn die erste Knospe eines Primärascidiozooids abgeschnürt wird, hat es vielleicht erst $^1/_4$—$^1/_3$ seines Wachstums vollendet.

Bei den folgenden, von den 4 Primärascidiozooiden geknospten Generationen beginnt die Knospenproduktion zwar in etwas späterem Alter, aber doch bereits auch, noch ehe die Tiere ihre definitive Größe erreicht haben. Bei *P. aherniosum* und *verticillatum* beginnen die ältesten Tochtertiere (der 2. und 3. Reihe) mit der Knospenproduktion, wenn jedes der 4 Primärascidiozooide etwa 5—8 Knospen abgeschnürt hat.

Weiterhin wird ja die Knospung von der Entwickelung der Geschlechtsdrüsen stark beeinflußt, und zwar entweder gehemmt oder wohl auch gar aufgehoben (siehe oben).

f) Allgemeines über den Generationswechsel der Pyrosomen.

Vergleicht man diese eben dargestellten Fortpflanzungsverhältnisse der Pyrosomen mit denen anderer Tunicaten, so läßt sich eine ähnliche Mannigfaltigkeit der Beziehungen vielleicht nur noch bei den Ascidien konstatieren, die dafür allerdings ja auch nach jeder anderen Richtung hin unvergleichlich reicher differenziert erscheinen. Auch bei den Ascidien herrscht meist Dichogamie, wobei männliche Vorreife häufiger als weibliche zu sein scheint (vgl. Seeliger, Bronn, Supplement III, S. 623 ff.); aber auch gleichzeitige Reife der Geschlechtsdrüsen kommt häufig vor. Man könnte vielleicht sagen, daß das, was in der Ascidienklasse getrennt, vereinzelt, von ganz verschiedenen Gruppen (Familien, Gattungen und Arten) verwirklicht ist, bei den Pyrosomen beinahe von jeder einzelnen Species zusammengefaßt wiederholt wird. Bei den übrigen Thaliaceen erscheint die Dichogamie strenger geregelt. So funktionieren z. B. bei den Salpen alle Individuen einer Kette zu einer bestimmten Zeit entweder als Männchen oder als Weibchen. Bei *Doliolum* dürfte, wie bei den Salpen, überhaupt nur weibliche Vorreife vorkommen.

Was das Verhältnis von geschlechtlicher Vermehrung und Knospung anlangt, so sahen wir, daß unter den Ascidiozooiden zwar beide Vermehrungsarten ineinander greifen, auch gleichzeitig nebeneinander hergehen können, doch stets so, daß die 4 Primärascidiozooide und auch die von diesen durch Knospung abstammenden ersten (ältesten) Ascidiozooide aller Arten zunächst ausschließlich ungeschlechtlich, eben knospend, thätig sind und erst danach Geschlechtsprodukte zur Reife bringen. Diese Fähigkeit der Ascidiozooide, sich sowohl auf geschlechtliche, als auch auf ungeschlechtliche Weise fortzupflanzen, dürfte ein ursprüngliches Verhalten darstellen (Korschelt und Heider); denn wir werden annehmen müssen, daß, als in der Phylogenese die ungeschlechtliche Vermehrung durch Knospen zur Koloniebildung führte, da die Knospen nicht oder nur in unvollkommener Weise befähigt waren, sich vom Muttertier zu entfernen (Grobben 1882), ursprünglich sämtliche Individuen der betreffenden Art in gleicher Weise die Fähigkeit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung besaßen, also in der Lage waren, gleichzeitig durch Knospung die Kolonie zu vergrößern und ebenso durch Produktion von Samen und Eiern neue Kolonien zu gründen,

„Es muß als ein späteres, abgeleitetes Verhalten betrachtet werden, wenn sich diese beiden Aufgaben des Fortpflanzungsgeschäftes auf verschiedene Individuen der Kolonie verteilten, derart, daß die zuerst entstandenen Individuen einer Kolonie sich ausschließlich die Vergrößerung derselben durch Knospung angelegen sein ließen, während die später entstandenen Individuen zur Begründung neuer Kolonien durch geschlechtliche Fortpflanzung schritten. Eine derartige Einrichtung, in welcher wir bereits die ersten Anfänge des Generationswechsels zu erblicken haben, findet sich bei den Synascidien. Es wurde bereits von Ganin, im Anschluß an Beobachtungen von Krohn, festgestellt, daß hier die aus dem Ei sich entwickelnden Individuen, welche die Kolonie begründen, sich ausschließlich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, während die durch Knospung entstandenen Abkömmlinge dieser Individuen wieder Geschlechtsprodukte hervorbringen“ (Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 1893, S. 1414).

Es zeigen somit die Vermehrungsverhältnisse der Ascidiozooide der Pyrosomenkolonie offenbar recht ursprüngliche Verhältnisse, gleichwohl erreicht die geschlechtliche Differenzierung bei den Pyrosomen jene bei Synascidien gewissermaßen angedeutete höhere Stufe, welche für die gesamte Thaliaceengruppe *(Anchinia, Dolchinia, Doliolum, Salpa)* charakteristisch ist, nämlich die des Generationswechsels, indem das aus dem Ei hervorgehende Individuum ausschließlich ungeschlechtlich thätig ist. Denn aus dem Pyrosomenei entsteht das von Huxley so genannte Cyathozooid, ein rudimentäres, larvales Individuum von blasenförmiger Gestalt, welches die Geschlechtsreife nie erlangt, sondern ausschließlich ungeschlechtlich 4 „Primärascidiozooide" hervorbringt. Von diesen stammen durch Knospung die sämtlichen Ascidiozooide der Kolonie ab. Das Cyathozooid ist somit das ungeschlechtliche Muttertier, die „Amme" des ganzen Stockes, die „ungeschlechtliche Generation". Die vom Cyathozooid ungeschlechtlich erzeugten Primärascidiozooide und alle folgenden Ascidiozooidgenerationen bringen nun außer den Knospen auch Geschlechtsprodukte zur Reife, aus denen wieder das Cyathozooid hervorgeht; sie repräsentieren in ihrer Gesamtheit also die „geschlechtliche Generation". Somit wechselt regelmäßig eine aus dem Ei hervorgegangene ungeschlechtliche Generation, das Cyathozooid, mit mehreren, durch Knospung entstandenen geschlechtlichen Generationen, den Ascidiozooiden, ab.

Vergleicht man diesen Fortpflanzungscyklus der Pyrosomen mit dem Generationswechsel der Salpen, für deren Vermehrungsverhältnisse der Begriff bekanntlich geprägt wurde, so erkennt man unschwer, daß es sich bei den Pyrosomen nicht um einen einfachen, „normalen" Generationswechsel handelt. Der Solitärsalpe entspricht zweifellos das Cyathozooid, und die 4 Primärascidiozooide sind den von der Solitärform geknospten Kettentieren zu vergleichen; folglich würde ein einfacher Generationswechsel vorliegen, wenn die vier vom Cyathozooid geknospten Primärascidiozooide ausschließlich Geschlechtsprodukte zur Reife brächten. Sie haben aber neben der geschlechtlichen Fortpflanzung die Fähigkeit der Knospung ebenso wie alle Nachkommen bewahrt, man könnte sagen, gewissermaßen vom Cyathozooid ererbt, wie sie ihrerseits die Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Vermehrung selbst wieder auf alle ihre Nachkommen weiter vererben. Somit liegt das vom Normalen Abweichende, das Komplizierende darin, daß sämtliche Geschlechtstiere (die Ascidiozooide) auch das Vermögen der ungeschlechtlichen Vermehrung besitzen, ein Verhalten, welches vorhin als ursprüngliches hingestellt wurde. Somit erhält der Generationswechsel der Pyrosomen eine Form, welche auch in dem vielleicht noch verwickelteren, aber wieder völlig anders gearteten Fortpflanzungscyklus der Dolioliden kein Gegenstück besitzt, sondern nur auf Pyrosomen beschränkt erscheint.

Etwas nur ihm Eigentümliches erhält der Generationswechsel der Pyrosomen ferner auch dadurch, daß die Amme, das Cyathozooid, ein rudimentäres, einem Ascidiozooid durchaus unähnliches Individuum von krugförmiger Gestalt darstellt, und sodann durch den Umstand, daß dieses Tier nicht persistiert, sondern, bald nachdem die 4 Knospen sich einigermaßen entwickelt haben, mitten unter ihnen gelegen, vollständig rückgebildet wird, also larval bleibt. Sucht man nach Analogem, so könnte höchstens die Rückbildung der Kieme und des Verdauungstraktus in den alten *Doliolum*-Ammen hier herangezogen werden.

Das Cyathozooid entbehrt außer anderen funktionsfähigen Organen (Kieme, Darmtraktus, Peribranchialräumen) auch jedweder Muskulatur. Es ist also nicht imstande, wie die Salpen- oder *Doliolum*-Amme, von denen wir ganz besonders die letztere mit einem extravaganten Muskelapparat ausgerüstet sehen, ihre Brut, die 4 Primärascidiozooide während ihrer Entwickelung durchs Wasser zu tragen. Aber auch im ausgebildeten Zustande weisen ja die Pyrosomen-Ascidiozooide unter allen Thaliaceen die schwächste Entwickelung der Muskulatur auf, so daß es ihnen offenbar nur mit vereinten Kräften, d. h. zu vielen zur Kolonie zusammengeschart, möglich wird, sich an der Oberfläche des Wassers zu halten. Daß thatsächlich die junge und darum kleine Kolonie infolge ungenügender Schwebfähigkeit und völlig mangelnder Eigenbewegung in die Tiefe sinkt, dort mit der ungeschlechtlichen Vermehrung beginnt und als größere, aus vielen Individuen bestehende Kolonie, offenbar mittels eigener Muskelthätigkeit, an die Oberfläche steigt, haben die Untersuchungen Chuns (1888) mit Sicherheit dargethan.

Wenn also die kleine Viererkolonie mitsamt dem Mutter-Cyathozooid nicht in der Tiefe zugrunde gehen soll, muß für schnelle Vermehrung der muskelthätigen Individuen, für rasche Vergrößerung der Kolonie gesorgt werden, und dies geschieht hier, wie wohl meistens in der Tierreihe, wenn nicht parthenogenetisch, durch Knospung. Und wir verstehen jetzt, daß, wie oben schon betont worden ist, die Knospenproduktion der 4 Primärascidiozooide in außerordentlich frühen Stadien einsetzt, und daß ferner sowohl die vier ersten Ascidiozooide, als auch die von ihnen zuerst erzeugten Tochterascidiozooid-Generationen stets zunächst ausschließlich knospend thätig sind, ein Verhalten, das sich nicht nur beim vergleichenden Studium der Stöcke sofort ergiebt, sondern auch bei histologischen und entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen sich herausstellt und schon von Kowalevsky (1875) und Seeliger (1889) betont wurde.

Phylogenetisch würden sich die geschilderten Verhältnisse vielleicht folgendermaßen denken lassen. Ursprünglich besaßen alle Individuen der Pyrosomenvorfahren, die wir uns von ihrer Synascidienabstammung her noch festsitzend zu denken hätten, die Fähigkeit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung. Später kam, um vorerst den Bestand der Kolonie zu sichern, die geschlechtliche Vermehrung des aus dem Ei hervorgegangenen Individuums (des Cyathozooids) zu gunsten einer intensiv ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Wegfall [1]), und bei den gleichzeitig geschlechtlich und ungeschlechtlich thätigen Nachkommen (den Ascidiozooiden) regelte sich aus demselben Grunde das zeitliche Verhältnis von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung nun so, daß zuerst nur Knospen gebildet wurden. Es war aber offenbar für den Bestand der Kolonie von um so größerem Vorteil, je früher die Individuen zur Knospenproduktion schritten. Deshalb wurde nicht nur bei den Ascidiozooiden (den Knospen), sondern auch vor allem beim Cyathozooid, der Gründerin der Kolonie, die Abschnürung von Knospen allmählich in immer frühere Stadien, schließlich ins Larvenstadium verlegt.

Nachdem so der rasche Aufbau einer kräftigen Kolonie und deren Fortbestand gesichert war, wurde diese vielleicht nach Erwerbung des „kolonialen Muskelsystems“ (vgl. systematischen Teil) freischwimmend. Das ungeschlechtliche Muttertier (das Cyathozooid), welches bei den übrigen

1) So sagt Claus (1887, S. 111) mit Bezug auf Salpen: „Es war für die Entwickelung der regelmäßigen Knospenkette am Stolo prolifer von Vorteil, daß an den dieselbe produzierenden Individuen die geschlechtliche Zeugung unterdrückt und die Fortpflanzungsorgane bis zum schließlichen Schwunde der Anlagen rückgebildet wurden.“

Thaliaceen durch Ausbildung eines extravaganten Muskelapparates die Brut (= Kolonie) fortbewegt, konnte nun hier auch rückgebildet, ja schließlich resorbiert werden, da die Gesamtheit der Nachkommen die Lokomotion des Stockes besorgte, wenn es nur, wie wir jetzt thatsächlich sehen, möglich wurde, recht frühzeitig — noch im Embryonal- oder Larvenstadium — und auf möglichst schnellem und sicherem Wege — durch Knospung — eine größere Anzahl solcher muskelkräftiger Nachkommen zu erzeugen. So würde nach dieser Gedankenreihe, im Gegensatz zu Salensky (1892, S. 93), der die Ammengeneration der metagenetischen Tunicaten aus der Larve entstanden denkt, das Cyathozooid, auch phylogenetisch gesprochen, das sein, was es morphologisch ist, nämlich das Larvenstadium einer rückgebildeten, in ihrer ursprünglichen Form uns unbekannten *Pyrosoma*-Amme, bei welcher die ungeschlechtliche Vermehrung in dieses frühe Alter verlegt erscheint.

3. Zur Knospung der Pyrosomen.

a) Bau und Entwickelung des Stolo prolifer in den Pyrosomenknospen.

Es könnte aufs erste verwunderlich erscheinen, die stoloniale Knospung der Pyrosomen erneut zu diskutieren, wenn man sich vergegenwärtigt, daß eine Reihe namhafter Forscher, wie Huxley, Kowalevsky, Seeliger, Salensky, die ungeschlechtliche Vermehrung bereits zum Gegenstande eingehender Untersuchung machten. Bekannte doch schon Kowalevsky, als er (1875) die Knospung der Pyrosomen studierte, daß der ganze Vorgang der Knospung von Huxley (1860) so genau beschrieben worden sei, daß er nur sehr wenig hinzuzusetzen habe. Wenn Huxley bereits im Stolo die Anlage des Darmrohres, der Geschlechtsorgane und der Peribranchialräume der Knospe feststellte und die ersteren beiden Anlagen auf die entsprechenden Organe des Muttertieres zurückzuführen vermochte, so gelang es Kowalevsky, mit Hilfe der Schnittmethode, auch die Anlage des Nervensystems, das „Nervenrohr" des Stolos, aufzufinden. Ueber die Abstammung des Nervenstranges und der Perithorakal- oder Peribranchialröhren konnte Kowalevsky „ungeachtet der größten Aufmerksamkeit" nichts Positives ermitteln, sprach aber die Vermutung aus, daß entweder beide Anlagen aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen möchten, oder daß auch — im Hinblick auf die Knospungsverhältnisse gewisser Ascidien *(Didemnium* und *Amoroecium)* — die Peribranchialröhren als schnell sich abschnürende Ausstülpungen des Darmrohres entstehen könnten. Es ist bemerkenswert, daß in den folgenden Arbeiten jede dieser beiden von Kowalevsky angedeuteten Möglichkeiten der Entstehung der Peribranchialröhren behauptet worden ist. Und zwar stehen auf der einen Seite Joliet (1888) und Seeliger (1889), die eine mesodermale Abkunft nicht nur der Peribranchialröhren des Stolos, sondern aller zwischen dem inneren entodermalen und äußeren ektodermalen Rohr gelegenen Stränge, also auch des Nervenstranges, behaupten. Auf der anderen Seite steht Bonnevie (1896), welche die Entstehung der Peribranchialröhren und des Nervensystems als Ausstülpungen des zentralen Entodermrohres des Stolos lehrt.

Somit bestehen hinsichtlich der Herkunft der Stoloelemente zum Teil tiefgreifende Widersprüche, während die Angaben der genannten Autoren über Zahl und Anordnung der

den Stolo zusammensetzenden Stränge völlig übereinstimmen. Die von den genannten Forschern aufgefundenen 6 Stolostränge sind bekanntlich folgende: Ein äußeres ektodermales Rohr, die Fortsetzung des mütterlichen Hautepithels, umgiebt ein zentrales Rohr, den sogenannten Endostylfortsatz, der sich als die Fortsetzung des entodermalen Kiemendarmes darstellt und daher auch als Entodermrohr bezeichnet wird. Zwischen diesen beiden Strängen liegen zu beiden Seiten des letzteren die paarigen Peribranchialröhren, ferner senkrecht dazu das Nervenrohr und endlich diesem gegenüber der Genitalstrang (vgl. Taf. XXXIV).

Auch über die Abstammung des äußeren und inneren Rohres herrscht unter den Angaben der Autoren völlige Uebereinstimmung, — hier ist auch kein Irrtum möglich; — allein für Nervenstrang und Peribranchialröhren sind die Widersprüche doch recht erheblich; denn nach der Behauptung der erstgenannten Forscher würde dem Mesoderm die Rolle zufallen, so verschiedenartige Organe, wie Peribranchialräume, Nervensystem, Geschlechtsorgane und Herz es sind, in den Pyrosomenknospen zu bilden, ein Umstand, der ebenso verwundern muß, wie die Angabe von Bonnevie, nach welcher das Nervensystem und die Peribranchialräume der „sekundären" Ascidiozooide entodermal sein sollen, während wir doch aus den Untersuchungen von Kowalevsky, Salensky und Korotneff wissen, daß Peribranchialräume und Nervensystem der 4 Primärascidiozooide, welche vom Cyathozooid abstammen, ektodermal sind.

Meine Untersuchungen über Bau- und Entwickelung des Stolo prolifer führten mich zu wesentlich anderen Ergebnissen. Ich werde zu beweisen haben, daß den 6 Stolosträngen nicht nur ein siebenter, und zwar ein Pericardialstrang, von Anfang an im Stolo zugesellt ist, sondern auch, daß sowohl die Peribranchialröhren des Stolos als auch der Nerven-, Pericardial- und Genitalstrang desselben direkt aus den entsprechenden Organen des Muttertieres entstehen.

Die genannten Autoren führten ihre Untersuchungen wohl ausnahmslos an Material von *P. giganteum* aus. Bonnevie nennt zwar ihr *Pyrosoma „elegans"*. Es betonte aber bereits Seeliger (1895), und ich selbst suchte (1909) den Nachweis zu führen, daß das fort und fort in der Litteratur aufgeführte *P. elegans* thatsächlich nicht existiert, sondern unter dieser Bezeichnung sich wohl allermeist *P. giganteum* verbirgt.

Ich gelangte zu jenen abweichenden Ergebnissen zunächst bei *P. Agassizi,* einer Form, welche mit *P. spinosum* zusammen eine enggeschlossene Verwandtschaftsgruppe mit vielen morphologischen Eigentümlichkeiten darstellt, die diese beiden Formen von sämtlichen anderen bisher bekannten Species scharf trennen (vgl. systematischen Teil). Wenn nun freilich nicht zu erwarten stand, daß bei den übrigen Pyrosomenformen neben den vielen abweichenden Merkmalen (gegenüber *P. Agassizi* und *spinosum*) auch die Stoloverhältnisse völlig anders geartet sein würden, so war es doch zweifellos von Interesse, die Dinge auch an dem Material nachzuprüfen, welches die genannten Forscher zu völlig abweichenden Ergebnissen geführt hatte. Meine Untersuchungen an *P. giganteum* bestätigten denn auch die an *P. Agassizi* gemachten Befunde.

Was *P. Agassizi* (und *spinosum*) für diese Untersuchungen geeigneter erscheinen läßt, ist unter anderem die Thatsache, daß diese beiden Formen merkwürdigerweise weder früher noch später ein zusammenhängendes, dichtes Eläoblastgewebe entwickeln, wodurch der Distalabschnitt der Knospen, in welchem sich ja die Bildung des Stolo prolifer vollzieht, besonders bei Beobachtungen in toto

durchsichtiger und klarer wird. Bei sämtlichen anderen Formen wird das gesamte Hinterende vom Eläoblast eingehüllt und dadurch die Stolobildung gewissermaßen etwas verschleiert. Entsprechende Schnitte an gut konserviertem Material lassen dagegen die difficilen Vorgänge hier wie dort mit gleicher Deutlichkeit hervortreten.

Ich werde daher aus den angeführten Gründen im folgenden zuerst die Vorgänge der Stolobildung an den Knospen von *P. Agassizi* beschreiben und sodann vergleichsweise die Verhältnisse bei *P. giganteum* behandeln.

1. Stolobildung bei *P. Agassizi.*

Stellt man einen Querschnitt durch den stumpfkegelförmigen kurzen Stolozapfen (Taf. XXXIII, Fig. 2) eines jungen Ascidiozooids von *P. Agassizi* her (Taf. XXXIV, Fig. 3), so wird man bei Betrachtung mit stärkeren Systemen unschwer, von der Epidermis umgeben, den zentralen Endostylfortsatz (das Entodermrohr) und zwischen beiden in der allbekannten charakteristischen Anordnung unten und oben den Nerven- bezw. Geschlechtsstrang, rechts und links die Peribranchialstränge gewahren. Alles ist noch dicht gedrängt, eine eigentliche Stolohöhle, die Fortsetzung der mütterlichen Leibeshöhle, ist auf diesem Stadium nicht vorhanden. Das Lumen des Entodermrohres erscheint auf einen etwa kreuzförmigen Spalt dadurch reduziert, daß die dorsale, ganz besonders stark aber die ventrale Wand gegen das Innere zu vorspringt. Von den übrigen Strängen weist nur der Genitalstrang ein Lumen auf (bei *P. Agassizi*). Der von den genannten Strängen nicht eingenommene Raum erscheint mit Mesodermzellen erfüllt. Dieser Umstand erschwert auf diesem Stadium die Auffindung eines siebenten Stranges (*pc'*), der, im Querschnitt höchstens 2 Zellen stark, stets über dem rechten Peribranchialstrange, von diesem und den umgebenden Mesodermzellen aber scharf abgegrenzt, zu erkennen ist. Es ist, wie die weitere Entwickelung zeigt, ein Pericardialstrang, dessen Existenz im Stolo der Pyrosomen bisher von sämtlichen Forschern übersehen worden ist. Daß das auf diesen früheren Stadien geschehen konnte, ist schließlich bei der Kleinheit und Gedrängtheit der Zellen nicht verwunderlich. In den älteren Stadien (vgl. Taf. XXXIV, Fig. 4—12) aber tritt er mit aller Deutlichkeit hervor. Hinsichtlich der Lagebeziehung der Stolostränge zum Muttertier sei schon hier betont, daß der Geschlechtsstrang des Stolos der Dorsalseite, der Nervenstrang der Ventralseite des Mutterascidiozooids zugekehrt erscheinen. Die genannten Stränge liegen also im Stolo gerade umgekehrt als die Organe, welche aus ihnen hervorgehen, später im Ascidiozooid liegen, z. B. der Nervenstrang an der Ventralwand des Entodermrohres, die sich später zum Endostyl, also zu demjenigen Organ (der Lagebeziehung nach) umbildet, welches in allen Entwickelungsstadien die Bauchseite des Tieres kennzeichnet. Der Geschlechtsstrang aber liegt gegenüber, also auf der Dorsalseite des primitiven Darmrohres. Diese Eigentümlichkeiten finden alsbald ihre Aufklärung in den späteren ungleichen Wachstumsverhältnissen der Ventral- und Dorsalwand der Knospe, wie sie schon von Seeliger und Salensky beschrieben worden sind.

Es ist daher meines Erachtens nicht ganz korrekt, wenn die Autoren (Kowalevsky, Joliet, Seeliger, Salensky, Bonnevie) ihre Querschnitte alle so orientiert zeichnen, daß der Geschlechtsstrang nach unten, das Nervenrohr und der Endostyl aber nach oben zu liegen kommt, da gerade der letztere eigentlich das einzige Organ ist, welches während der gesamten Ent-

wickelung nicht verlagert wird und ja nicht nur in den Pyrosomen (in Knospen und entwickelten Tieren), sondern bei allen Tunicaten bekanntlich die Bauchseite kennzeichnet.

Die Totaluntersuchung eines aufgehellten Stolos von dem eben besprochenen Stadium (Taf. XXXIII, Fig. 2) läßt die kleineren der geschnittenen Stränge nicht erkennen, selbst wenn man mit stärkeren Systemen herangeht, nachdem der umhüllende Mantel bis unmittelbar an die Epidermis mühsam wegpräpariert ist. Wohl aber ist das bei den nächstälteren Stadien des Stolos (eines erwachsenen Ascidiozooids) schon möglich (Taf. XXXIII, Fig. 3). Man erkennt bei seitlicher Betrachtung von rechts an dem mehr spindelförmig gewordenen Stolo unzweifelhaft, wie dem mächtigen Entodermrohr lateral ein stärkerer ventraler Strang, der Peribranchialstrang, und, diesem dorsal angeschmiegt, ein dünnerer, es ist der Pericardialstrang, anliegt. Dorsal zieht zwischen Entoderm und Epidermis der Genital-, ventral der Nervenstrang. Der Querschnitt (Taf. XXXIV, Fig. 4) weist die Richtigkeit dieser Beobachtung aus. Nur zwei Veränderungen lassen sich gegen früher konstatieren: Die dorsale Falte des Entodermrohres hat sich geglättet, die bisher soliden Peribranchialstränge sind zu Peribranchialröhren geworden.

Bei der weiteren Entwickelung (Taf. XXXIII, Fig. 4) nimmt die Dicke des spindelförmigen Stolos und seiner Stränge zu. Die Querschnitte (Taf. XXXIV, Fig. 7—9) lassen erkennen, daß die Dickenzunahme durch die bereits im vorigen Stadium angedeutete Entstehung der Stolo-(Leibes-)höhle bedingt wird. Alle Stränge erscheinen durch weite Räume getrennt. Man könnte sagen, der Stolo wird zur Knospe, vornehmlich auch deshalb, weil die Stolostränge Differenzierungen eingehen, was sich unter anderem auch darin ausspricht, daß die einzelnen Querschnitte einer Serie mehr und mehr voneinander abweichen. Man kann deutlich „vorn“ und „hinten“ unterscheiden. Der Querschnitt des Entodermrohres zeigt Herzform; während die Peribranchialröhren im mittleren Knospenabschnitt ihre größte Ausdehnung erlangen, zeigt der Pericardialstrang dieselbe im hinteren Abschnitt. Alle Stränge aber reichen verjüngt bis in die distale Knospenspitze, wie nicht nur die seitliche Betrachtung des Totoobjektes (Taf. XXXIII, Fig. 4), sondern auch die Querschnitte (Taf. XXXIV, Fig. 5 und 6) zeigen.

Besonders hervorgehoben sollen die zwischen Epidermis und Peribranchialröhren auftretenden Mesodermzellen sein, in denen wir die Anlage der Muskulatur der Knospe zu erblicken haben. Sie treten in einschichtiger Lage als Zellplatten auf, und zwar nur in den Schnitten durch den mittleren Knospenabschnitt, und auch erst auf diesem Stadium, nicht schon früher. Trotzdem werden wir sie (vgl. unten S. 339) mit den von Brooks (1893) zuerst aufgefundenen „muscular tubes“ des Salpenstolo homologisieren dürfen.

In Fig. 5, Taf. XXXIII ist ein weiteres Stadium einer jüngeren Knospe gezeichnet, an welcher als wichtigste Neubildungen zunächst die zwei bekannten dorsalen Fortsätze (Salenskys Seitennerven) des ventral gelegenen Nervenstranges auftreten. Dieser letztere hat in seinem proximalen Teile sich stark verdickt und ein spaltförmiges Lumen erhalten, welches sich auch in die beiden, das Entodermrohr umfassenden Verlängerungen fortsetzt. Die Lumina der beiden Fortsätze fließen, nachdem sich die letzteren auf der Dorsalseite erreicht haben, ineinander. (In Fig. 9, Taf. XXXIV ist der dorsale Anschnitt der Vereinigung beider Röhren gezeichnet.) Nach hinten zu erstreckt sich der Nervenstrang stark verjüngt bis in die distale Knospenspitze. Dasselbe gilt von allen übrigen Strängen, ungeachtet der mächtigen Erweiterungen, welche sie alle,

besonders aber die Pericardialröhre und das Entodermrohr im mittleren und vorderen Knospenabschnitte erfahren haben.

Besondere Erwähnung verdient der Pericardialstrang. Sein Längenwachstum hält im proximalen Teile nicht mehr mit dem der Knospe gleichen Schritt, er rückt vielmehr successive in den distalen Abschnitt, wo er auch ein spaltförmiges Lumen ausbildet (Taf. XXXIV, Fig. 10 und 12), also zum „Pericardialrohr" wird, während er nach hinten und nach vorn fein ausgezogen erscheint (Taf. XXXIV, Fig. 11 und 13 *pc'*). Durch die laterale Wand des Entodermrohres und die damit verlötete innere Wand der Peribranchialrohre brechen die ersten Kiemenspalten als feine rundliche Perforationen durch (Taf. XXXIV, Fig. 13). Endlich sieht man, wie bereits der proximale, vor der Knospe liegende Stoloabschnitt sich leicht einzuschnüren beginnt. Die Taf. XXXIV, Fig. 11—13 gezeichneten Schnitte bestätigen die am Totoobjekt gemachten Beobachtungen. Fig. 10 und 12, Querschnitte durch den distalen Teil, lassen zum ersten Male ein deutliches Lumen im Pericardialstrang erkennen, proximal, in Fig. 11 und 13 erscheint er nur eine Zelle (im Querschnitt) mächtig. Es ist die Bestätigung des schon oben hervorgehobenen Verhaltens des Pericardialstranges, allmählich in den distalen Abschnitt der Knospe zu rücken.

Der Nervenstrang erscheint ebenfalls hinten stark verjüngt, nur 1—2 Zellen stark (Taf. XXXIV, Fig. 10 und 12). Die Peribranchialröhren drängen im vorderen Knospenkörper ventral vor, engen bei ihrer Vergrößerung den anliegenden seitlichen Teil des Darmrohres ein (Taf. XXXIV, Fig. 11) und brechen schließlich, nachdem ihre innere, dem Darmrohr anliegende Wand einen Fortsatz gegen diese gebildet hat, in das Darmrohr durch (Taf. XXXIV, Fig. 13). Endlich treten auch hier wieder auf den Schnitten durch den mittleren und vorderen Knospenkörper (Taf. XXXIV, Fig. 11—13) die Mesodermzellenplatten zwischen Peribranchialröhren und Epidermis hervor.

Ueber die zweifelhafte Herkunft des Nervenstranges und der Peribranchialtaschen ist auf diesen Stadien also nichts zu erfahren, die Stränge sind im jungen Stolo, von dem oben ausgegangen wurde, schon gegeben. Versucht man die Stränge des Stolos rückwärts (proximal) in das Muttertier hinein zu verfolgen, so ändert das nichts an dem negativen Resultat.

Zwar stellt das Ektoderm natürlich die Fortsetzung des mütterlichen ektodermalen Hautepithels dar; das Entodermrohr ragt zwar zapfenförmig und blind endigend ein Stück in die mütterliche Leibeshöhle hinein (vgl. Taf. XXXIII, Fig. 5—10) oder erscheint fadenförmig ausgezogen (Taf. XXXIII, Fig. 3, 4), aber die Verbindung mit dem bei *P. Agassizi* und *spinosum* (im Gegensatz zu den übrigen Arten) lang ausgezogenen Endostylfortsatz ist auf diesem Stadium (wieder im Gegensatz zu *P. giganteum*, vergl. Taf. XXXVI, Fig. 9) meist schon durchgeschnürt, der Zusammenhang mit dem mütterlichen Kiemendarm also schon aufgehoben. Von den übrigen Strängen dringen nur der Nervenstrang und der Geschlechtsstrang in die mütterliche Leibeshöhle vor; und zwar der Nervenstrang bloß ein kurzes Stück an der Bauchseite des Mutterascidiozooids entlang, der Geschlechtsstrang dagegen läßt sich als dünner, dem Körperektoderm dicht anliegender Zellstreifen bis hinauf bis zum Oesophagus verfolgen. Bei *P. giganteum* erscheinen beide Stränge viel kürzer. Die Peribranchialstränge und der Pericardialstrang enden, dem Entodermrohr anliegend, blind, wo der Stolo aus dem mütterlichen Körper hervorbricht (vergl. Taf. XXXIII, Fig. 3—5).

Die Aufklärung bringen die folgenden Stadien (Taf. XXXIII, Fig. 6—9) aus der Periode

der Umbildung der Stränge bezw. Röhren des Stolos zu den Organen der Knospe, wobei zahlreiche Verlagerungen eine Rolle spielen.

Der Nervenstrang (Taf. XXXIII, Fig. 6) zerschnürt sich, nachdem die Vergrößerung des proximalen und die Verkleinerung des distalen Teiles weiter fortgeschritten ist, in zwei Hälften. Der proximale wird, wie wir schon gesehen haben, zum Zentralnervensystem und rückt von der Ventralseite mehr an die Stirnfläche der Knospe dorsal zu vor, der hintere dagegen in die distale Spitze der Knospe, wo man ihn auf entsprechenden Schnitten, nur 1—2 Zellen mächtig, verfolgen kann (Taf. XXXIV, Fig. 16). Das Entodermrohr bildet ventral die primitiven Endostylfalten, dorsal, im hinteren Teile, den Verdauungstraktus und im vorderen, schräg dorso-ventral, das Diapharyngealband aus (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8). Der wesentlich entodermale Mundapparat macht sein erstes Entwickelungsstadium durch. Nicht nur die Zahl der Kiemenspalten nimmt zu, sondern in dorsoventraler Richtung auch ihre Länge. Gleichzeitig wachsen unter Abflachung der Wände die Peribranchialröhren in dorsaler Richtung zu den Peribranchialräumen aus, bis sie, den Kiemendarm dorsal umfassend, im mittleren Knospenabschnitt zusammentreffen und schließlich zur unpaaren Cloake zusammenfließen (Taf. XXXIII, Fig. 8; Taf. XXXIV, Fig. 5).

Besondere Aufmerksamkeit verdient wieder der bisher übersehene Pericardialstrang. Die bereits beobachtete Verlagerung nach hinten schreitet unter gleichzeitiger Zunahme des Querschnittes fort (Taf. XXXIII, Fig. 6). Schließlich stellt sich das Pericardialrohr, das bis dahin wie alle Stränge ungefähr in der Längsachse der Knospe gelegen hatte, mehr und mehr senkrecht dazu, so daß wir schließlich (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8) an der rechten hinteren Seite des Darmtraktus ein dorsoventral gestelltes Pericardialbläschen vorfinden. Nur der Geschlechtsstrang hat keine Veränderung erfahren, er liegt noch immer mediodorsal dicht unter der Epidermis und erstreckt sich vom Ende der dorsalen Nervenröhren bis in die distale Knospenspitze.

Für unseren Gegenstand liegt das wichtigste Verhalten dieser Stadien darin, daß sämtliche Stränge während ihrer eben besprochenen Umbildung zu den entsprechenden Organen nach wie vor bis in das distale Ende der Knospe reichen, mit anderen Worten, daß also die Organe gewissermaßen Fortsätze dahin entsenden, gleichviel, in welchem Knospenabschnitt die Organe liegen, welche aus den betreffenden Strängen hervorgegangen sind.

Am leichtesten wird natürlich die Verlängerung des Kiemendarmes (des stolonialen Entodermrohres), wahrgenommen, der sich im „Endostylfortsatz“ ja bis in die distale Spitze erstreckt [1]).

Ebenso leicht läßt sich der Genitalstrang bis zum Ende verfolgen. Schließlich gelingt es, wenn auch vielleicht nicht so ganz mühelos, bei seitlicher Betrachtung der dargestellten Knospenstadien (Taf. XXXIII, Fig. 6—9) auf das deutlichste und unzweifelhafteste zu sehen, wie die bereits mit Kiemenspalten durchsetzten Peribranchialräume sich gewissermaßen nach hinten ausziehen, einen Fortsatz in das Knospenende senden. Unmittelbar darüber, diesem „Peribranchialfortsatz“ anliegend und ihm parallel laufend, gewahrt man rechts einen zweiten, ebenso dünnen Strang, der von der Rückwand des Pericardialbläschens ausgeht. Also auch das Pericard sendet

1) Ich habe absichtlich wegen der Klarheit der obigen Verhältnisse nur solche Stolonen zur Abbildung gebracht, an denen jeweils nur eine Knospe ausgebildet war, so daß das distale Ende derselben stets geschlossen erscheint. Nur Fig. 5, Taf. XXXII macht eine Ausnahme. Selbstverständlich gilt das Gesagte und alles Folgende auch für Knospenketten.

einen „Pericardialfortsatz“ in die Knospenspitze hinein. Endlich liegt im distalen Teil medioventral ein kurzes dünnes Zellstäbchen, es ist, wie die sorgfältige Durchmusterung einer lückenlosen Knospenreihe unzweifelhaft ergiebt (vgl. auch Taf. XXXIV, Fig. 6—8), der vom Nervenstrange des Stolos abgeschnürte, schon oben erwähnte distale Teil, der „Nervenfortsatz“. Somit finden sich hier am Ende der Knospe wieder alle Stränge des Stolos in Gestalt von „Fortsätzen“ zusammen, aus denen weiter proximal in den betreffenden Knospenabschnitten die entsprechenden Organe entstanden sind.

Wenn die in Fig. 6—10, Taf. XXXIII dargestellten Bilder, wie sie beim gewissenhaften Studium der (scharf aus dem Mantel herauspräparierten) Totoknospen mit stärkeren Systemen dem Auge sich darbieten, für nicht genügend beweiskräftig angesehen werden sollten, so bestätigen die zahlreichen Schnitte jene Beobachtungen durchaus.

Taf. XXXIV, Fig. 16 und 17, und Taf. XXXV, Fig. 1—6 stellen Querschnitte durch das Taf. XXXIII, Fig. 7 wieder gegebene Knospenstadium dar. Für die vorliegenden Verhältnisse interessieren davon wesentlich Fig. 16 und 17, Taf. XXXIV, und Fig. 1 und 2, Taf. XXXV. Fig. 16, Taf. XXXIII stellt den am weitesten distalwärts geführten Schnitt dar. Man sieht den „Endostylfortsatz“ oder den distalen Teil des Kiemendarmes und diesem links eine, rechts dagegen zwei thatsächlich scharf begrenzte Zellgruppen anliegen. Ventral ist eine Zelle, dorsal eine vierzellige scharf begrenzte Gruppe getroffen. Kennt man die Verhältnisse am Totoobjekt und verfolgt aufmerksam die Zellgruppen auf den proximalwärts davor liegenden Schnitten, so ergiebt sich unzweifelhaft, daß der linke und rechte tiefere Zellkomplex den beiden Peribranchialfortsätzen, der rechte höher gelegene dem Pericardialfortsatz zugehört. Ventral ist in der einen Zelle der dünne Nervenfortsatz und dorsal der Geschlechtsstrang getroffen. Fünf Schnitte proximalwärts (Taf. XXXIV, Fig. 17) ist der Nervenstrang schon nicht mehr getroffen, an Stelle des Pericardialfortsatzes ist das Pericardialbläschen selbst bereits angeschnitten, nur die beiden Peribranchialfortsätze zu beiden Seiten des Kiemendarmes und dorsal der Geschlechtsstrang sind noch vorhanden. Fig. 1, Taf. XXXV stellt den übernächsten Schnitt proximalwärts dar. Hier ist das Pericard in seiner ganzen Länge, die Peribranchialfortsätze und der Geschlechtsstrang aber wie vorhin getroffen. Zwei Schnitte weiter, in Fig. 2, Taf. XXXV endlich sind bereits die Spitzen der Peribranchialsäcke geschnitten, während sich der Geschlechtsstrang noch immer proximal fortsetzt (bis auf Fig. 4, Taf. XXXV). Fig. 1, Taf. XXXVII bestätigt, daß die Verhältnisse in einem älteren, in Fig. 9, Taf. XXXIII in toto wiedergegebenen Stadium noch die gleichen sind. (Der „Nervenfortsatz“ ist nicht mehr getroffen.)

Bei der Weiterentwickelung ziehen sich die Peribranchialfortsätze und der Pericardialfortsatz natürlich immer länger und feiner aus (Taf. XXXIII, Fig. 9), um sich endlich von ihren entsprechenden Organen abzuschnüren (Taf. XXXIII, Fig. 10). Die Abschnürung erfolgt aber nicht zu gleicher Zeit; zuerst schnürt sich der rechte Peribranchialfortsatz (Taf. XXXIII, Fig. 10 *pb'*) durch, und zwar wahrscheinlich, weil das darunter liegende, stark wachsende Pericard einen Druck ausübt; hernach erfolgt die Durchschnürung des linken Peribranchialfortsatzes, und noch später löst sich der Pericardialfortsatz vom Pericard. In einem entsprechenden Knospenstadium (Taf. XXXIII, Fig. 10) findet man daher den linken Peribranchial- und den Pericardialfortsatz noch mit den entsprechenden Organen verbunden, den rechten Peribranchialfortsatz dagegen bereits zerschnürt. Der Geschlechtsstrang erfährt zunächst überhaupt keine Abtrennung, während,

wie oben schon ausgeführt, der in der distalen Knospenspitze medioventral gelegene Nervenfortsatz schon in viel jüngeren Knospenstadien (Taf. XXXIII, Fig. 6) vom proximalen Teile, dem Zentralnervensystem, sich trennte. Fig. 2, Taf. XXXVII giebt einen Querschnitt durch das distale Ende des in Taf. XXXIII, Fig. 10 gezeichneten Stadiums und zeigt die fein ausgezogenen, frei durch die Leibeshöhle ziehenden Peribranchialstränge neben Pericard und Endostylfortsatz.

Es könnte mit Bezug auf die besprochenen Querschnitte eingewendet werden, daß solche für die Verfolgung der längsziehenden Fortsätze ungeeignet und nur frontale (horizontale) Längsschnitte durch die Knospe beweiskräftig seien. Dem wäre einerseits entgegenzuhalten, daß sich auf lückenlosen Querschnittsserien auch die dünnsten, einzelligen Stränge sehr genau verfolgen lassen, und die immer an derselben Stelle im folgenden Schnitt auftretende Zelle oder Zellgruppe von regellosen, zufällig liegenden Mesodermzellen sich sehr wohl unterscheiden läßt. Und andererseits ist es so ungemein schwer — wie die seitliche Betrachtung eines Knospenstadiums (etwa Taf. XXXIII, Fig. 7) übrigens sofort ergiebt — auf Längsschnitten gerade die Fortsätze, welche zudem doch nicht ganz geradlinig verlaufen, in ihrer ganzen Länge zu treffen. Muß doch ohnehin schon (bei Herstellung von Querschnitten) die Orientierung der sehr kleinen Objekte mit möglichster Genauigkeit erfolgen; um senkrecht zur Mediane und im Winkel (nach rechts und links) durch die Knospe zu schneiden. Aus diesen Gründen habe ich nur einen nach zwei aufeinander folgenden Schnitten kombinierten Längsschnitt durch das Taf. XXXIII, Fig. 8 gezeichnete Stadium in Fig. 10, Taf. XXXV wiedergegeben. Er zeigt die Fortsetzung der Peribranchialräume und des Pericards zu beiden Seiten des Kiemendarmes und in der Spitze den im Querschnitt getroffenen, an der Dorsalseite ziehenden Genitalstrang (vgl. auch Taf. XXXVIII, Fig. 4).

Somit zeigen auch die entsprechenden Schnitte, daß sich am Ende der Knospe gewissermaßen wieder alle Stränge des Stolos in Gestalt von „Fortsätzen“ derjenigen Organe zusammenfinden, welche aus jenen Strängen des Stolos hervorgingen.

Wenn nun bei der Weiterentwickelung der Knospe zum fertigen Ascidiozooid der eben beschriebene distale Körperabschnitt schließlich als zapfenförmiger Stolo hervorwächst, muß er natürlich von Anfang an alle jene Stränge enthalten, die wir oben im Querschnitt des fertigen Stolos antrafen.

Dazu sei noch auf Taf. XXXIV, Fig. 1 verwiesen. Sie stellt einen Querschnitt durch die eben beginnende Ausstülpung des jungen Stolos (Taf. XXXIII, Fig. 1) aus dem Knospentiere dar, welches in Textfig. 6 *V*, S. 304 dargestellt ist, und zeigt alle jene Elemente, die wir oben (Taf. XXXIII, Fig. 3) dicht gedrängt im Querschnitt desjenigen jungen Stolos fanden, von dem die Betrachtung ausging. Somit wäre der Kreis geschlossen.

Ehe wir zur Betrachtung derselben Verhältnisse bei *P. giganteum* übergehen, sei noch kurz der „Stiel“ betrachtet, durch welchen die Knospe mit dem Muttertiere in Verbindung steht. Schon im Stadium Taf. XXXIII, Fig. 5 beobachten wir, wie der proximale Teil des Stolos sich sanft einschnürt und von der distalen Knospe gewissermaßen als Stiel derselben sich absetzt und mehr und mehr spindelförmige Gestalt annimmt. Natürlich liefert er eine zweite, nachfolgende Knospe und muß deshalb ebenfalls alle Stränge enthalten (vgl. Taf. XXXIII, Fig. 5—10); wie die Querschnitte Fig. 7 und 8, Taf. XXXV zeigen, ist dies auch der Fall.

Allein, wie die Betrachtung eines solchen „Stieles“ in toto schon zeigt und entsprechende Schnitte (Taf. XXXV, Fig. 9) bestätigen, ist der Zusammenhang der vorher kontinuierlich aus dem Muttertiere in die Knospe (den Stolo) ziehenden Stränge (Taf. XXXIII, Fig. 3, 4) bis auf einen Strang, den Endostylfortsatz, an einer Stelle unterbrochen, und zwar unmittelbar proximalwärts vor der (ersten, älteren) Knospe. Die Querschnitte dieser Stelle zeigen eben nur Epidermis und Entodermrohr.

Wenn wir die Bildung des jungen Stolos vom Anfangsstadium (Textfigur 6, *V* und Querschnitt Taf. XXXIV, Fig. 1) bis zu dieser Einschnürung in zwei Knospen verfolgen, so sehen wir, wie jetzt die meisten der im jungen Mutterascidiozooid abgeschnürten Organfortsätze (Peribranchialfortsätze, Pericardial- und Nervenfortsatz), die als „Stolostränge“ den jungen Stolo wieder aufbauen, ihre erste Zerschnürung erfahren, und zwar in einen der (ersten) Knospe verbleibenden Teil und in einen Abschnitt, welcher vom Muttertier in den „Stiel“ (die zweite Knospe) sich erstreckt. Der Geschlechtsstrang hat, wie oben bereits hervorgehoben wurde, im jungen Mutterascidiozooid während der Stolobildung überhaupt keinen „Fortsatz“ abgeschnürt (Taf. XXXIII, Fig. 9 und 10), sondern er erstreckt sich als solcher kontinuierlich so lange bis in die Knospe (durch den Stolo), bis eben jetzt im „Stiel“ (in der zweiten Knospe) seine erste Durchschnürung erfolgt. Somit befindet sich der Geschlechtsstrang zu den anderen Strängen (Peribranchial-, Pericardial- und Nervenstrang) in bemerkenswertem Gegensatz. Während die genannten Stränge alle in der Mutterknospe (z. B. im Stadium Taf. XXXIII, Fig. 10, der Nervenstrang hat sich schon viel früher durchschnürt) bereits Fortsätze abschnüren, welche ihrerseits dann bei Bildung einer zweiten Knospe zum ersten Mal wieder zerschnürt werden (Taf. XXXIII, Fig. 5), zieht der Geschlechtsstrang unzerschnürt, als solcher, aus dem Muttertier in die Knospe (den Stolo) und erfährt mit jenen Fortsätzen zusammen seine erste Zerschnürung. Darum sehen wir ihn, wie oben erwähnt, im Ascidiozooid jeden Alters aus dem Stolo kontinuierlich bis hinauf zum Oesophagus sich erstrecken (Taf. XXXV, Fig. 10 *g*). Ganz anders verhält es sich damit bei *P. giganteum* und den übrigen Arten.

Wieder anders liegen die Verhältnisse beim Endostylfortsatz. Er erleidet im „Stiel“ keine Zerschnürung, sondern wird erst mitdurchschnürt, wenn die ältere Knospe sich von der jungen trennt, also wenn auch die Epidermis durchschnürt wird. Dies geschieht, wie oben (S. 303) schon auseinandergesetzt wurde, bei *P. Agassizi* und *spinosum* oft erst, wenn die jüngere Knospe selbst an dieser Stelle, wo sie mit der älteren verbunden war, zu knospen beginnt. Während dieser langen Zeit wachsen nun bei diesen beiden Arten eben die Verbindungsstellen (wo nur Epidermis und Entodermrohr vorliegt, Taf. XXXV, Fig. 9) zu jenen centimeterlangen Verbindungsröhren oder Stielen aus, an welchen bis 7 Individuen, räumlich sehr getrennt, zusammenhängen. Während diese Verbindungsröhren selbst und in ihnen das Entodermrohr demnach sehr lange persistiert, wird merkwürdigerweise (im Gegensatz zu den anderen Arten) der Endostylfortsatz im jungen Muttertier relativ sehr bald zerschnürt (schon in den Stadien Taf. XXXIII, Fig. 4 ff.), so daß zwar die Kiemendärme aller Knospen eines Muttertieres so lange in Verbindung stehen, bis die Knospen sich lösen, aber keine Verbindung des Kiemendarmes der Mutter mit dem Kiemendarm der Tochtertiere besteht.

2. Stolobildung bei *P. giganteum.*

Nachdem somit für *P. Agassizi* bewiesen worden wäre, daß sämtliche Stränge des Stolos direkt von den entsprechenden Organen des Muttertieres abstammen, sollen die Verhältnisse bei *P. giganteum* vergleichsweise besprochen werden. Dabei werden die Angaben derjenigen Autoren kritisch zu werten sein, welche demselben Gegenstande an dem gleichen Materiale ihre Aufmerksamkeit schenkten.

Was das Aeußere anlangt, so erscheinen die Knospen von *P. Agassizi* in den jüngeren Stadien mehr spindelförmig schlank, die von *P. giganteum* dagegen mehr prismatisch plump. Ferner wird bei *P. Agassizi,* wie eben erwähnt, schon im jungen Ascidiozooid der Endostylfortsatz durchschnürt, der Zusammenhang des mütterlichen Kiemendarmes mit dem Entodermrohr des Stolos, bezw. mit dem Kiemendarm der ersten und aller folgenden Knospen dieses Muttertieres aufgegeben. Bei *P. giganteum* wird dieses Verbindungsstück zwischen mütterlichem Endostyl und Stolo bezw. Knospe nicht eher durchschnürt, als bis sich diese Knospe selbst abtrennt (vgl. Taf. XXXVI, Fig. 4, 9). Ferner reicht weder der Nervenstrang noch der Geschlechtsstrang des Stolos bei *P. giganteum* so weit in die mütterliche Leibeshöhle wie bei *P. Agassizi.*

Noch eine Eigentümlichkeit fällt am Geschlechtsstrang von *P. Agassizi* beim Vergleich mit *P. giganteum* sofort in die Augen. Während der Geschlechtsstrang bei *P. giganteum* (und allen anderen Arten) auf allen Stadien zahlreiche in Entwickelung begriffene Eizellen birgt — wenn auch nur eine in jedem Tiere zur Reife gelangt — besteht der Genitalstrang bei *P. Agassizi* in allen seinen Teilen (im Stolo wie in der Leibeshöhle des Ascidiozooids) aus großen spindelförmigen Zellen, von denen aber nicht eine einzige auch nur einen Ansatz zur Entwickelung eines bläschenförmigen Eikernes verrät. Auch auf allen folgenden Stadien der Stoloentwickelung bis wieder zum fertigen Muttertiere behält er diese Beschaffenheit. Dieser Umstand ist ein Ausdruck für die bereits von Ritter und Byxbee, den ersten Beobachtern (1905), konstatierte Thatsache, daß *P. Agassizi* auf den bisher beobachteten Stadien keine Geschlechtsorgane entwickelt[1]). Somit liegt hier eine eigentümliche, langandauernde Verzögerung der Geschlechtszellendifferenzierung vor, wie sie bei keiner anderen Pyrosomenart stattfindet.

Was nun die Zahl der den Stolo von *P. giganteum* zusammensetzenden Stränge anlangt, so findet sich, wie selbstverständlich nicht anders erwartet werden kann, auch hier zufolge der Entstehung von allem Anfang an der Pericardialstrang neben den bekannten 6 Strängen. Nicht nur am Totoobjekt (vgl. Taf. XXXV), sondern auch auf den Querschnitten durch jüngste Stolonen (Taf. XXXVII, Fig. 3, 5) läßt sich allenthalben dorsal über dem rechten Peribranchialstrange die scharf begrenzte Zellgruppe deutlich herausfinden. Es sei nur auf den Querschnitt Taf. XXXVII, Fig. 5 verwiesen, der dem Querschnitt durch einen gleichaltrigen Stolo von *P. Agassizi,* Fig. 3, Taf. XXXIV, entspricht. Bis auf die nicht eingefaltete ventrale Wand des Ento-

1) Die von der „Valdivia" gefischten Stöcke von *P. Agassizi* sind im Maximum nur etwa 17 cm lang. Das von Ritter und Byxbee beschriebene Stöckchen maß 12 cm. Durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. Krüger-Berlin war ich (1911) in der Lage, mitteilen zu dürfen, daß auch die Ascidiozooide der gewaltigen, zum Teil über 1 m großen Kolonien von *P. Agassizi* aus der Sammlung des Fürsten von Monaco keine entwickelten Geschlechtszellen zeigen. Wir dürfen demnach auf eine recht stattliche Stockgröße dieser Form schließen.

dermrohres und die im Genitalstrang angeschnittene große Eizelle zeigt er genau dieselben Verhältnisse wie jener Schnitt von *P. Agassizi*. Er entspricht auch etwa den von SEELIGER auf Taf. V, Fig. 49 und 50 gezeichneten Querschnitten durch einen jungen Stolo von *P. giganteum*. SEELIGER stellt aber einen Nervenstrang dar, der von den umgebenden Mesodermzellen nicht im mindesten abgegrenzt ist. Der Pericardialstrang fehlt. Ich muß aber hervorheben, daß, wie es übrigens ja zufolge der Entstehung dieser Stränge gar nicht anders sein kann, dieselben scharf abgegrenzt bereits vorhanden sind.

Wenn weder JOLIET, noch SEELIGER, noch BONNEVIE den Pericardialstrang in den Schnitten der entsprechenden Stadien (JOLIET 1888, Pl. I, Fig. 1, 6, 8, 9; SEELIGER 1889, Taf. V, Fig. 49—55; BONNEVIE 1896, Tab. VII, Fig. 6) fanden und wenn sie ihn dementsprechend nicht zeichneten, so hatte das vielleicht einmal seinen Grund in dem nicht ganz tadellos erhaltenen Material, sodann aber wahrscheinlich darin, daß sie den entsprechenden Strang auch am Totoobjekt nicht beobachtet hatten. So bildet SEELIGER (Taf. I, Fig. 7 und 8; Taf. II, Fig. 9—19) die von mir in den Figg. 1—9, Taf. XXXVI dargestellten Stadien der Stoloentwickelung ab, ohne aber jemals den Pericardialstrang einzuzeichnen. Dasselbe gilt von den Figg. 8 und 16 auf Tab. VII bei BONNEVIE.

Verfolgt man die von mir in den Figg. 4—9, Taf. XXXVI dargestellten Umlagerungen der Stolostränge und deren Umbildung zu den Organen der Knospe bei *P. giganteum* und vergleicht damit die entsprechenden Stadien von *P. Agassizi* (Taf. XXXIII, Fig. 3—8), so wird die Analogie ohne weiteres klar: Auch hier erstrecken sich in allen Stufen der Entwickelung die Stränge des Stolos bis in das distale Ende der Knospe, sie ziehen sich schließlich hier wieder gewissermaßen zu Fortsätzen derjenigen Organe aus, welche im mittleren und proximalen Abschnitt aus den Strängen hervorgehen, was im einzelnen noch kurz erörtert werden möge.

Peribranchialräume und Pericard. Was die Peribranchialräume anlangt, so sollen sie in den Pyrosomenknospen nach JOLIET und SEELIGER eine mesodermale, nach BONNEVIE eine entodermale Entstehung nehmen; das Pericard dagegen, so meinen die genannten Forscher, gehe aus freien Mesodermzellen hervor. Im einzelnen leitet SEELIGER die Peribranchialröhren von zwei „Mesenchymzellsträngen“ ab, welche zu beiden Seiten des Endostylfortsatzes gelegen sind, während JOLIET — soviel ich verstehe — das Eläoblastgewebe als Ursprungsort zu betrachten scheint. BONNEVIE glaubt bewiesen zu haben, daß die Peribranchialröhren als Ausstülpungen des Endostyls entstehen. Die Bildung des Pericards meint SEELIGER auf einem Stadium beobachtet zu haben, welches etwa zwischen den von mir Taf. XXXVI, Fig. 6 und 7 dargestellten liegt; und zwar soll es aus einem kleinen Haufen Mesenchymzellen am distalen Ende der rechten Peribranchialröhre hervorgegangen sein (S. 40). BONNEVIE erwähnt die Entstehung der Pericards mit keinem Worte, zeichnet es auch nicht ein einziges Mal ein, sondern begnügt sich, in der „Rekapitulation“ (S. 13) die mesodermale Entstehung zu behaupten.

Die Knospen von *P. giganteum* aber zeigen bei seitlicher Betrachtung ebenso unzweifelhaft wie die von *P. Agassizi*, daß auf allen Entwickelungsstadien auch die Peribranchialstränge und der Pericardialstrang bis in die distale Spitze der Knospe reichen, wenn auch nur im mittleren und vorderen Knospenabschnitt aus diesen Strängen die entsprechenden Organe, Peribranchialtaschen bezw. Pericard, hervorgehen. Es

senden eben, was dasselbe sagt, diese Organe (wie bei *P. Agassizi*) im späteren Alter (Taf. XXXVI, Fig. 9) gewissermaßen Fortsätze in den distalen Teil der Knospe. Verfolgt man insbesondere den Pericardialstrang durch die Stadien (Taf. XXXVI, Fig. 4—8), so erkennt man wieder, wie er successive in den hinteren Teil der Knospe rückt, wo dann (Taf. XXXVI, Fig. 8) sein vorderer Abschnitt ein Lumen erhält und zum Pericardialbläschen wird, während der distale Teil, nach wie vor fein ausgezogen, den „Pericardialfortsatz" giebt.

Zugegeben muß werden, daß in den Knospen von *P. giganteum* das Auffinden dieser (und der übrigen) feinen Stränge wesentlich durch die gewaltige Entwickelung des Eläoblastes erschwert wird. Auch der Umstand, daß die Abschnürung der Stränge, vielleicht eben wegen der mächtigen Ausbildung des Eläoblastgewebes, im allgemeinen früher erfolgt, kann zu Irrtümern führen. Wir finden auf dem Taf. XXXVI, Fig. 10 gezeichneten Stadium schon die Peribranchialfortsätze und auch den Pericardialfortsatz vom Mutterboden abgeschnürt, während bei *P. Agassizi* auf dem entsprechenden Stadium (Taf. XXXIII, Fig. 9) die genannten Stränge noch nicht abgeschnürt erscheinen; der Pericardialstrang steht sogar bei *P. Agassizi* noch viel länger (Taf. XXXIII, Fig. 10) mit dem Pericard in Verbindung. Aber auch bei *P. giganteum* erfolgt wie bei *P. Agassizi* die Durchschnürung des rechten Peribranchialstranges früher als die des linken (Taf. XXXVIII, Fig. 4), zuletzt folgt wieder der Pericardialstrang.

Wenn aber der rückwärtige Zusammenhang der Stränge mit dem Mutterboden bereits in frühen Stadien gelöst ist, können die feinen Stränge im Distalabschnitt der Knospe leicht für Aggregationen freier Mesodermzellen gehalten werden, falls nämlich der Zusammenhang der Stränge mit den entsprechenden Organen selbst nicht in toto oder auf Schnitten aufgefunden worden ist.

Thatsächlich hat nun auch Seeliger (ebenso wie Salensky in den 4 Primärascidiozooiden, siehe unten S. 340 ff.) die zu beiden Seiten des Endostylfortsatzes ziehenden „Peribranchialfortsätze" und den „Pericardialfortsatz" auf Schnitten verfolgt, sie aber eben für jene „Mesenchymzellstränge" gehalten und dabei den rechten Peribranchial- und den Pericardialfortsatz für einen einzigen Strang angesehen, wie seine Figuren 34—38 zeigen. Die zugehörigen Abbildungen derjenigen Stadien (Fig. 2, Taf. IV), von welchen diese Schnitte hergestellt wurden, und seine Worte beweisen aber, daß der Zusammenhang der Peribranchialstränge mit den Peribranchialtaschen leider auf diesen Stadien schon gelöst war und nur der Pericardialstrang (den Seeliger aber nicht als getrennten Strang neben dem rechten Peribranchialstrange erkannt hatte) noch in Verbindung mit dem Mutterboden stand. Er schreibt nämlich (S. 5): „Einige Mesenchymzellen bilden an jeder Seite des Entodermfortsatzes schon in jüngeren Knospen einen Zellstrang, der auf dem Querschnitte gewöhnlich 1—3 Zellen zeigt. Auf geeigneten Längsschnitten sieht man, daß dieser Zellstrang auf der rechten Seite proximal zu bis dicht an das Pericardium heranreicht." Und von einem älteren Stadium heißt es (S. 6): „Die rechte (Peribranchialröhre) setzt sich nach vorn, gegen den Endostyl des Muttertieres zu, in jenen mesodermalen Zellstrang fort ...., der sich an das Pericardium dicht anlegt, so daß der Schein erweckt werden kann, als ob die Peribranchialröhre eine Ausstülpung desselben sei." Auf Grund von Längsschnitten, die für die vorliegenden Verhältnisse meist nicht eindeutig sein werden, wurde Seeliger offenbar zu der falschen Meinung veranlaßt, es fließe (unser) „Pericardialstrang"

mit dem rechten Peribranchialstrange zusammen. Aehnliche Stadien wie die eben besprochenen, von SEELIGER in Fig. 34—38 wiedergegebenen zeigen meine Fig. 4, Taf. XXXVII, und Fig. 3, Taf. XXXVIII (siehe Tafelerklärung).

Taf. XXXVIII, Fig. 3 zeigt rechts und links vom Endostylfortsatz die Peribranchialstränge und den Pericardialfortsatz, ventral den Nervenfortsatz. Auf Fig. 4, Taf. XXXVII ist der letztere schon nicht mehr getroffen, die Peribranchialfortsätze aber erscheinen stärker, weil sie jünger sind. Endlich Taf. XXXVII, Fig. 3, ein Querschnitt durch das jüngste dargestellte Entwickelungsstadium, auf welches die Bezeichnung „Stolo" anwendbar ist (Taf. XXXVI, Fig. 2), zeigt, wenn auch auf sehr engem Raume, deutlich alle 6 Elemente des Stolos. Schließlich sei noch auf Taf. XXXVIII, Fig. 4 verwiesen, einen gelungenen frontalen Längsschnitt durch den distalen Teil einer Knospe mittleren Alters, welcher den direkten Zusammenhang des linken Peribranchial- und des Pericardialfortsatzes mit den entsprechenden Organen erkennen läßt, und (mit den vorausgehenden und nachfolgenden Schnitten) zeigt, daß der rechte Peribranchialfortsatz bereits abgeschnürt ist.

Wie schon hervorgehoben, bestreitet BONNEVIE (1896) die von SEELIGER behauptete Entstehung der Peribranchialröhren und des Nervenrohres aus dem Mesoderm und lehrt dagegen die andere von KOWALEVSKY (im Hinblick auf die Ascidien) vermutete entodermale Abkunft der beiden Stolostränge. Sie glaubte auf einem Stadium der Stolobildung, ähnlich dem von mir Taf. XXXVI, Fig. 4 dargestellten, die Entstehung der Peribranchialröhren als Ausstülpungen der Seitenwand des Entodermrohres, richtiger des Endostylfortsatzes, beobachtet zu haben. In Fig. 1—6, Taf. VII zeichnet die Verfasserin eine Serie Querschnitte durch das bezeichnete Stadium. Davon haben nur die Schnitte Fig. 5 und 6 die Knospe (den Stolo) quer getroffen, durch die übrigen, proximalwärts geführten Schnitte (besonders Fig. 2 und 3) wurde der Endostylfortsatz ziemlich genau (wie es nicht anders sein kann, vgl. z. B. meine Fig. 4, Taf. XXXVI) längs zerlegt. Dabei mußten natürlich auch die beiden seitlich anliegenden Peribranchialfortsätze und der Pericardialfortsatz getroffen werden. Die Zellgruppen dieser Stränge hat — das geht aus Fig. 2 und 3 unzweifelhaft hervor — BONNEVIE für jene Peribranchialausstülpungen des Endostylfortsatzes gehalten. Wenn es noch eines Beweises für die Richtigkeit dieser Behauptung bedürfte, so ist es der Umstand, daß die rechte Zellgruppe ganz richtig bedeutend größer (mehrzelliger) gezeichnet wird, als die linke; denn hier sind ja zwei Stränge, der Pericardial- und rechte Peribranchialfortsatz, getroffen, links dagegen nur der linke Peribranchialfortsatz. Wenn die Verfasserin auch nur einmal den Endostylfortsatz quer geschnitten hätte, müßte sie erkannt haben, daß zwischen den Zellen, welche zu beiden Seiten des Endostylfortsatzes hinlaufen, und diesem selbst kein Zusammenhang besteht, was bei jenen Längsschnitten immerhin leichter dem Auge vorgetäuscht werden konnte.

SEELIGER, der (1906) in einem Referate die Befunde von BONNEVIE bespricht und mit Recht bezweifelt, macht auch auf die histologische Verschiedenheit des Peribranchialstranges von den Elementen des Entodermfortsatzes, wie sie aus Fig. 3 der Verfasserin spricht, aufmerksam. Ganz besonders aber möchte ich SEELIGER beistimmen, wenn er das abgebildete Stadium für viel zu weit vorgeschritten erklärt, um über die erste Entstehung der Peribranchialröhren Auskunft zu geben. Sie sind schon in jüngeren Knospenstadien vorhanden (vgl. meine Fig. 3, Taf. XXXVII) und entstehen bereits als „Peribranchialfortsätze" in einer Knospe (Taf. XXXVI,

Fig. 9), die allerdings viel jünger ist als das Ascidiozooid, aus dessen Endostylfortsatz die Peribranchialröhren sich nach Bonnevie ausstülpen sollten.

Wenn Seeliger aber in demselben Referat dem Gedanken Ausdruck verleiht, „daß eine völlig befriedigende Lösung der Frage überhaupt nicht an Schnittserien gewonnen werden könnte", sondern nur durch Studium des lebenden Materials, so hoffe ich zuversichtlich, mit der vorliegenden Darstellung den Beweis für die Unrichtigkeit der Vermutung Seeligers erbracht zu haben. Allerdings mit den vielfach überschätzten „Schnittserien" allein werden sich derlei Fragen nicht sicher entscheiden lassen, wohl aber, wenn sie dem vielfach vernachlässigten, sorgfältigen Studium der aufgehellten Totoobjekte nachfolgen und nur gewissermaßen zur Bestätigung der Beobachtungen, die dabei gemacht wurden, dienen. Schnitte allein werden stets mehrdeutig sein. Ob man aber thatsächlich an die kleinen lebenden Objekte mit stärkeren Vergrößerungen so weit herankommen kann, daß diese difficilen Vorgänge beobachtet werden können, möchte doch zweifelhaft erscheinen.

Nervensystem. Verfolgt man den Nervenstrang in den Stadien Taf. XXXVI, Fig. 5 bis 8, so erkennt man, daß auch in den Knospen von *P. giganteum* sehr frühe (auf einem Stadium, welches zwischen den Taf. XXXVI, Fig. 7 und 8 gezeichneten liegt) eine Zerteilung desselben in einen vorderen und hinteren Abschnitt erfolgt. Aus dem proximalen Teile geht schließlich das gesamte Nervensystem der Knospe hervor, während der hintere wieder als „Nervenfortsatz" in den neuen Stolo eintritt. Erwähnt sei nur, daß im Gegensatz zu *P. Agassizi* das distale Ende dieses abgeschnürten Nervenfortsatzes sich von der Epidermis abhebt und an die ventrale Kiemendarmwand anlehnt (Taf. XXXVI, Fig. 5—8), während dasselbe bei *P. Agassizi* nach wie vor der Epidermis medioventral anliegen bleibt.

Uebrigens läßt sich dieser dünne „Nervenfortsatz" am Totoobjekt von allen Stoloelementen am schwersten zwischen dem dichten Eläoblastgewebe nachweisen. Und es ist aus diesem Grunde, ganz besonders aber deshalb, weil er sich so frühe und in so kleinem Objekt schon vom Nervenstrange abschnürt, meines Erachtens viel weniger verwunderlich, wenn er übersehen wurde, als es bei den Peribranchialröhren und dem Pericardialstrange der Fall ist.

Wenn aber die Abschnürung jenes Fortsatzes vom Nervenstrange nicht beobachtet und dieser Fortsatz im distalen Teile der Knospe selbst übersehen wurde, blieb nichts übrig, als anzunehmen, der im jungen Stolo schon auftretende Nervenstrang (das „Nervenrohr") sei aus Mesodermzellen hervorgegangen (Seeliger, Joliet). Und zwar glaubt Seeliger (1889, S. 8), daß die dorsal über dem Endabschnitt des Entodermrohres gelegene Zellmasse, aus welcher das „primäre „Nervenrohr" (= der Nervenstrang des Stolos) hervorgeht (vgl. *n'* in Fig. 3, Taf. XXXVI), die am weitesten vorgeschobenen Mesodermzellen des Keimstranges (Geschlechtsstranges, *g'* in Fig. 3, Taf. XXXVI) seien. In Wirklichkeit besteht aber eben hinsichtlich der Entstehung kein Zusammenhang zwischen dem Zellkomplex ventral und dorsal vom Endostylfortsatz, sondern der dorsale ist der in früheren Knospenstadien distalwärts abgeschnürte Teil des Nervenstranges, der ventrale dagegen der Geschlechtsstrang. Allerdings berühren sich die beiden Stränge mit ihren Enden, wenn die Hervorwölbung des jungen Stolo aus dem Muttertier eben beginnt (Taf. XXXVI, Fig. 1 und 2). Erst der vordringende Endostylfortsatz trennt beide Stränge (Taf. XXXVI, Fig. 4 und 5), und man würde, nur auf Grund dieser Bilder, nie behaupten können, daß auf den

Anfangsstadien (Fig. 1 und 2, Taf. XXXVI) zwei völlig verschiedene Stoloelemente in den Zellen verborgen seien, welche die Spitze des Endostylfortsatzes kappenförmig umhüllen, wenn man nicht auch die Herkunft des dorsalen Teiles, eben des Nervenstranges, Schritt für Schritt verfolgen könnte, und zwar sowohl in toto, als auch auf Schnitten.

So lassen z. B. die Querschnitte Taf. XXXVII, Fig. 6 durch das Fig. 5, Taf. XXXVI gezeichnete Stadium alle noch den ventralen Nervenstrang erkennen; ebenso läuft der Nervenstrang noch kontinuierlich durch alle Querschnitte (Taf. XXXVII, Fig. 7—9) des Taf. XXXVI, Fig. 6 wiedergegebenen Stadiums. Dagegen zeigen von dem Stadium auf Taf. XXXVI, Fig. 8 nur die distalen Querschnitte (Taf. XXXVII, Fig. 10 und 11) noch ventral den Nervenstrang, während er auf den mittleren (Taf. XXXVII, Fig. 1 und 2) fehlt. Die Durchschnürung ist also inzwischen erfolgt.

Was die Angaben von Bonnevie über die Entstehung des Nervensystems anlangt, so müssen dieselben ebenfalls, wie die über die Abstammung der Peribranchialröhren, als durchaus unzutreffend bezeichnet werden. Das Nervensystem soll, kurz gesagt, auf dem von mir etwa in Fig. 5, Taf. XXXVI dargestellten Stadium in Gestalt zweier Röhren aus den entodermalen Peribranchialtaschen herauswachsen, nachdem diese selbst sich durch einen U-förmigen Kanal auf der späteren Rückenseite oberhalb des Nervenrohres vereinigt haben. Die beiden Nervenröhren umfassen dann das Darmrohr ventral und vereinigen sich zu einer breiten Zellmasse, die dem Entodermrohr ventral aufliegt. Abgesehen davon, daß Bonnevie dabei dorsal und ventral verwechselt, enthält diese ganze Darstellung einen einzigen großen Irrtum. Die beiden Röhren, welche U-förmig aus dem Peribranchialraum als dessen Teile entstehen, ventral weiter wachsen und sich vereinigen sollen, sind natürlich die beiden so frühzeitig aus dem Zentralnervensystem auswachsenden Nervenröhren (die Seitennerven Salenskys, das spätere 8. Nervenpaar). Die ventral gelegene Zentralnervenmasse (den Nervenstrang des Stolos, welcher später aus dieser hervorgehen soll) hat Bonnevie, worauf schon Seeliger (1906) hinweist, auf jenen frühen Stadien (Taf. I, Fig. 6) ganz und gar übersehen. Dort sollen nur einzelne lockere Mesenchymzellen liegen.

In Wirklichkeit liegen die Dinge gerade umgekehrt: Aus dem proximalen Teile des „Nervenstranges“ (dem späteren Zentralnervensystem) wachsen, noch lange ehe der distale Teil sich abgetrennt hat (vgl. oben S. 326), die Nervenröhren aus und umgreifen das Entodermrohr.

Jener Auffassung von Bonnevie entsprechend (die zunächst am Totoobjekt dargelegt wird), enthalten auch die Schnitte 11, 12 und 17, 22 und 26 grobe Irrtümer. In den Längsschnitten Fig. 11 (durch ein jüngeres), 22 und 26 (durch ein älteres Stadium) sehen wir ein Divertikel des Peribranchialraumes als Nervenrohr sich abschnüren (!). Davon ist keine Rede. Beide Organanlagen sind völlig getrennt. Die gezeichnete Kommunikation (und die daraus gefolgerte Entstehung des Nervensystems aus dem Peribranchialraum) ist ein großer Irrtum. In dem Querschnitt Fig. 17 kommt ebenfalls eine Verbindung des Nervensystems mit den Peribranchialröhren zur Darstellung. Die ringförmige Anordnung des Zentralnervensystems mit seinen zwei dorsalen Fortsätzen tritt auf Querschnitten durch die vordere Partie der Knospe thatsächlich in Erscheinung, aber eine Kommunikation der Peribranchialhöhlen mit dem Nervenrohr findet keinesfalls statt.

Geschlechtsstrang. Der Geschlechts- oder Keimstrang läßt sich in den Knospen von *P. giganteum* unter allen Strängen am leichtesten verfolgen, weil er von Anfang an der mächtigste ist und immer eine Menge in Entwickelung begriffener, nicht zu übersehender Eizellen birgt. Er erstreckt sich, die Dorsalseite der Knospe kennzeichnend, in jüngeren Stadien kontinuierlich (Taf. XXXVI, Fig. 4, 5) durch die ganze Knospe (den Stolo) und reicht bekanntlich stets ein Stück in die mütterliche Leibeshöhle hinein. Wenn eine zweite Knospe sich abzuschnüren, der „Stiel" der Knospe sich abzusetzen beginnt, schnürt er sich wie die übrigen Stränge durch (Taf. XXXVI, Fig. 6), wobei gleichzeitig das in der älteren Knospe verbleibende Stück durch die „Seitennervenröhre", später (Taf. XXXVI, Fig. 7 und 8) aber auch durch den entstehenden Darmtraktus und die dorsal vordringenden Peribranchialtaschen in den distalen Knospenabschnitt gedrängt wird. Während dieser Verlagerung hebt bereits die Ausbildung von Ovar und Hoden an (siehe bei Seeliger, 1889, S. 44). Schließlich schnürt sich, wie Seeliger (1889, S. 45) das bereits völlig zutreffend geschildert hat, der distale Teil ab und zwar, wie die Figg. 9 und 10, Taf. XXXVI zeigen, etwa zu derselben Zeit, wo auch die übrigen Organ-„Fortsätze" vom Mutterboden sich loslösen.

Der in der Knospe verbleibende Teil bildet sich natürlich, wie schon bemerkt, zu den Geschlechtsorganen um, der abgeschnürte distale tritt als „Geschlechtsstrang" in den Stolo ein. Im Gegensatz zu diesem Verhalten bei *P. giganteum* erfolgt, wie schon oben betont wurde, bei *P. Agassizi* weder auf dem entsprechenden Knospenstadium (Taf. XXXIII, Fig. 9) noch früher eine Zerschnürung des Geschlechtsstranges in einen der Knospe verbleibenden Teil und in einen „Geschlechtsfortsatz", der in den Stolo tritt, sondern der Geschlechtsstrang zieht sich unzerschnürt, als solcher, in den Stolo und erfährt seine früheste Teilung erst, wenn proximal vor der älteren Knospe eine zweite jüngere sich abzuschnüren beginnt (Taf. XXXIII, Fig. 5). Dieses Verhalten bei *P. Agassizi* dürfte wohl mit dem embryonalen Zustande des Geschlechtsstranges in Verbindung zu bringen sein.

Für Seeliger ist „der einem jeden Segment (des Stolos) zukommende Teil des Geschlechtsstranges für die ungeschlechtliche Vermehrung der Pyrosomen von eminenter Bedeutung, denn er läßt — nach seiner Ansicht — sowohl den Zwitterapparat entstehen, als auch das gesamte Mesoderm aller späteren Knospen, welche das Tier weiterhin noch hervorbringen kann" (S. 44).

Seeliger leitet also nicht nur (S. 45) Blut- und Bindegewebszellen (z. B. auch den dorsalen Mesenchymzellenhaufen) vom Geschlechtsstrange ab, sondern konsequenterweise auch die Peribranchialstränge. Daß wenigstens diese letztere Angabe irrig ist, glaube ich bewiesen zu haben. Salensky bezweifelt, ohne allerdings, wie Seeliger schon entgegnete, die Verhältnisse in den Sekundärknospen studiert zu haben, auch die Entstehung der übrigen zitierten Gewebsteile vom Geschlechtsstrang, und die ausführlichen Darlegungen Julins (1912) dürften diese Zweifel berechtigt erscheinen lassen.

Wenn wir versuchen, aus den im Vorstehenden mitgeteilten Befunden über die Entstehung und die Zugehörigkeit der Knospenorgane zu den Keimblättern allgemeine Schlüsse über die Stellung der Pyrosomen zu ziehen, so müssen diese natürlich anders als die von Seeliger und Bonnevie gezogenen ausfallen. Bonnevie glaubte, in ihren von Seeliger und Joliet wesentlich abweichenden Beobachtungen zu Resultaten gekommen zu sein, „whereby the relationship of *Pyrosoma* to Synascidiae is also confirmed by a resemblance in the manner of

the development of their buds" (S. 8). Wir werden der Verfasserin insofern recht geben müssen, als viele gemeinsame Züge, welche auf eine Verwandtschaft deuten, Synascidien und Pyrosomen verbinden (vgl. oben S. 320ff.); aber, das hoffe ich gezeigt zu haben, die Entwickelung der Knospenorgane bei *Pyrosoma* hat mit der bei Ascidien von vielen Forschern (Kowalevsky, Hjort, Caullery, Bonnevie) übereinstimmend angegebenen Entstehung des Nervensystems und der Peribranchialräume aus dem inneren Blatte, dem primitiven Darmrohr, nichts zu thun.

Seeliger dagegen war der Ansicht, daß seine Angaben über die Herkunft der Stolostränge resp. Knospenorgane bei Pyrosomen eine wesentliche Stütze in den bei der Knospung der Salpen beobachteten Verhältnissen finden, zumal er selbst (1885) die Peribranchialröhren und das Nervensystem in den Salpenknospen vom Mesoderm ableitete. Dem widersprechen aber Brooks (1893) und Korotneff (1894), welche das Nervenrohr der Salpenknospen vom Ektoderm ableiten. Die Entstehung der Peribranchialröhren wird bekanntlich noch widersprechender angegeben; sie sollen nach Kowalevsky (1868) von der Cloake selbst, nach Salensky (1877) vom Pericard, nach Korotneff (1894) vom Entodermrohr aus entstehen.

Da lediglich auf Grund der widersprechenden Angaben natürlich nicht zu entscheiden ist, wenn im einzelnen Falle die thatsächlichen Verhältnisse richtig beobachtet wurden und wenn Beobachtungsfehler vorliegen, die sich hier, wie angegeben wird, aus der Kompliziertheit der Materie ergeben, so erscheint es auch müßig, die Verhältnisse bei Pyrosomen und Salpen eingehend zu vergleichen. Aber die Vermutung darf vielleicht ausgesprochen werden, daß doch am Ende hier und dort die gleichen Verhältnisse vorliegen möchten, die durch erneute Untersuchungen des Salpenstolos aufgeklärt werden könnten. Neben den übereinstimmenden Angaben von Brooks und Korotneff über die ektodermale Entstehung des Nervensystems ist — wenn wir von der strittigen Herkunft der Peribranchialröhren absehen — jedenfalls noch die Bestätigung der von Brooks zuerst aufgefundenen „muscular tubes" durch Korotneff bemerkenswert und sodann die Angabe Korotneffs über die Existenz eines Pericardialstranges.

Was die „muscular tubes" in den Salpenknospen anlangt, so möchte ich glauben, daß wir mit einem gewissen Recht die in den jungen Pyrosomenknospen (Taf. XXXIV, Fig. 7, 8, 11, 13, 14, 15, und Taf. XXXVII, Fig. 6) zwischen Peribranchialröhren und Epidermis auftretenden Mesodermzellenlagen mit jenen Gebilden homologisieren dürfen. Zwar treten sie nicht schon in den jüngsten Entwickelungsstadien auf (vgl. Taf. XXXIV, Fig. 1, 3, 4; Taf. XXXVII, Fig. 3 u. 5), erstrecken sich auch nicht durch die ganze Länge des Stolos bezw. der jungen Knospe, auch liegt bestimmt keine röhrenförmige Anordnung der Zellen vor. Es ist aber zu bedenken, daß die Muskulatur der Pyrosomen nicht im entferntesten an die der Salpen heranreicht. Am muskelkräftigsten sind unter den Pyrosomen zweifellos *P. Agassizi* und *spinosum*; denn ihnen ist ein „ventrales und dorsolaterales" Muskelsystem eigen (s. systematischen Teil), welches den übrigen Arten völlig abgeht. Daher wohl auch bei *P. Agassizi* — bei *P. spinosum* habe ich die Verhältnisse nicht studiert — jene seitlichen Bänder von Muskelzellen im allgemeinen auf den Knospenquerschnitten deutlicher in die Erscheinung treten als z. B. bei *P. giganteum*.

Diese immerhin vorläufig nur teilweise Uebereinstimmung der Stoloverhältnisse bei Pyrosomen und Salpen deutet doch wohl zweifellos auf eine engere Verwandtschaft beider Tunicatengruppen hin und zwar, mit anderen Thatsachen zusammengenommen, auf die Möglichkeit der Entstehung der Salpen (und Dolioliden) aus pyrosomenartigen Tunicaten, wie das Seeliger be-

reits, freilich auf Grund irriger Befunde, betonte. Wenn die Pyrosomen sich in Bezug auf die stoloniale Entwickelung von den Synascidien, mit denen sie im übrigen zweifellos vieles Gemeinsame verbindet, erheblich unterscheiden, so deutet dieser Umstand vielleicht auf die auch bereits von Seeliger behauptete, im Tunicatenstamm mehrfach gesondert aufgetretene Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Vermehrung hin. Wie dem auch sein mag, jedenfalls gilt für die Pyrosomen der Satz: „daß in der Knospe keines der wichtigen Organe neu angelegt wird, sondern daß alle wichtigeren Organanlagen aus dem Muttertier in den Stolo und in die Knospen übergehen, während wirkliche Neubildung von Organanlagen nur im Embryo stattfindet". (Korschelt und Heider 1893, S. 1418.)

Als „Muttertier" kann bei den Pyrosomen natürlich jedes Ascidiozooid in Betracht kommen, und thatsächlich knospen sie auch alle ohne Ausnahme. In letzter Linie stammen aber alle Einzeltiere durch Knospung von den 4 Primärascidiozooiden ab, die ihrerseits vom Cyathozooid aus entstanden sind. Es führt somit die Untersuchung der Entstehung des Stolos in den Ascidiozooiden der Pyrosomenkolonie von selbst zurück auf die Stolobildung in den 4 Primärascidiozooiden, welche im folgenden Abschnitt besprochen werden soll.

4. Zur Embryonalentwickelung.

a) Die Entstehung des Stolo prolifer in den 4 Primärascidiozooiden.

Die Frage nach der Entstehung des Stolos in den 4 Primärascidiozooiden ist zuerst von Seeliger (1889), aber wie er selbst angiebt, an unzureichendem Material und beiläufig, in seiner Arbeit „Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen" behandelt worden. Mehr Aufmerksamkeit hat Salensky (1892) bei der Darstellung der postembryonalen Entwickelung diesem Punkte geschenkt. Seine vielfach von Seeliger abweichenden Befunde führten Salensky zu kritischen Besprechungen der Seeliger'schen Angaben, was wieder eine lebhafte Entgegnung von Seeliger (1892) zur Folge hatte. Von Korotneff, der sich (1906) ja nur mit der frühen Embryonalentwickelung beschäftigt hat, ist diese Frage natürlich nicht berührt worden, auch nicht von Julin in seiner neuesten Arbeit (1912), obschon er auch der postembryonalen Entwickelung einen breiten Raum gewährt. In seiner Entgegnung an Salensky hebt Seeliger (1892) eingangs hervor, daß dieser zwar einen „völlig verschiedenen Gegenstand" als er behandelt habe — nämlich die Bildung des Cyathozooids und der 4 ersten Ascidiozooide, Seeliger aber die spätere Knospung in alten Stöcken — und dementsprechend auch zu anderen Ergebnissen kommen müsse, aber trotzdem seine (Seeligers) Befunde abfällig kritisiere. Dazu dürfte vielleicht bemerkt werden, daß die Entstehung der 4 Primärascidiozooide mit der Entstehung der übrigen Ascidiozooide natürlich nicht ohne weiteres verglichen werden kann, denn die 4 Primärascidiozooide entstehen aus dem Cyathozooid, also aus einem von ihnen völlig verschiedenen Muttertier, alle folgenden Ascidiozooide aber von ihresgleichen, von Ascidiozooiden; denn auch die 4 entwickelten Primärascidiozooide unterscheiden sich morphologisch ja nicht im mindesten von den nachfolgenden Ascidiozooidgenerationen.

Es brauchte also die Herkunft der Organe, d. h. die Zugehörigkeit zu einem der drei Keimblätter, und auch die Ausentwickelung der Organe a priori in den Primärascidiozooiden nicht so zu verlaufen wie in den folgenden Einzeltieren. Insofern dürfte Salensky zu Unrecht

(wohl aus theoretischen Gründen) folgern, daß z. B. die Peribranchialröhren der durch Knospung entstandenen „sekundären Ascidiozooide" sich ebenso bilden möchten, wie die der Primärascidiozooide und des Cyathozooids. Denn die z. B. bei Ascidien bekannt gewordenen Verhältnisse lassen keinen Zweifel darüber, daß mindestens die Herkunft der Organe im Oozooid (hier dem Cyathozooid) anders verlaufen kann, als in den geknospten Tieren (hier den Ascidiozooiden).

Es wird sich nun aber zeigen, daß bei den Pyrosomen thatsächlich die Zugehörigkeit der Organe zu den Keimblättern im Cyathozooid wie in den Ascidiozooiden die gleiche ist, und daß ferner die Entstehung des Stolos in den Primärascidiozooiden genau so verläuft wie in jedem anderen Ascidiozooid. Es wäre theoretisch wohl auch nicht denkbar, daß sich ein knospendes Primärascidiozooid anders verhalten sollte, als ein von ihm geknosptes Tochterascidiozooid.

Was nun die Peribranchialröhren anlangt, so bezweifelt eben Salensky (1892) (aus theoretischen Gründen) die Angabe Seeligers über die Entstehung dieser Organe in den „sekundären" Knospen aus jenen (vermeintlichen) „Mesodermsträngen", welche den Endostylfortsatz jederseits begleiten, und er ist der Meinung, „daß die wirkliche Anlage der Peribranchialröhren, die in Form von äußerst kleinen Ektodermeinstülpungen erscheinen kann, von Seeliger übersehen ist" (S. 55). Einen Versuch, diese postulierte Entstehung der Peribranchialräume in den „sekundären" Knospen zu untersuchen, hat Salensky aber offenbar nicht unternommen. Auch in Bezug auf die mesodermale Entstehung des Nervensystems der Pyrosomenknospen (Seeliger) stehen Salensky keine eigenen Beobachtungen zur Verfügung. Dagegen besitzen nach Salensky die jungen Primärascidiozooide zwei sogenannte Pericardialstränge, aus deren rechtem eben das Pericard derselben entsteht, während die distalen Teile beider in den Stolo eintreten und die „Mesodermstränge des Keimstockes" bilden, über deren Weiterentwickelung Salensky nichts angiebt.

Nach Salensky soll also das Nervensystem der „sekundären" Knospen durch Abschnürung vom Ektoderm aus entstehen (S. 90), die Peribranchialröhren denkt er sich aus einer Ektodermeinstülpung hervorgehen (S. 55), und außer dem Genitalstrange sollen sich zwei „Mesodermstränge" im Stolo finden.

Bei der nun folgenden Mitteilung der eigenen Beobachtungen über die Bildung des Stolo prolifer in den Primärascidiozooiden wird es nötig sein, auf die (bekannte) Entstehung der Organe in den 4 Primärascidiozooiden zurückzugreifen. Seit Kowalevsky (1875) wissen wir, daß das Darmrohr, die Peribranchialröhren, das Pericard und natürlich auch die Epidermis der 4 Primärascidiozooide die direkten Fortsetzungen der entsprechenden Organe des Muttertieres, des Cyathozooids, sind. Nur über die Entstehung des Nervensystems der Ascidiozooidenkette machte Kowalevsky keine Angaben. Diese Lücke wurde von Salensky ausgefüllt. Es soll die Nervenanlage als mediane Ektodermeinstülpung in jedem Primärascidiozooid zur Zeit der ersten sanften Einschnürung der Stolokette gesondert entstehen. Auf zwei dieser Punkte, die Entstehung des Pericards und des Nervensystems, werden wir unten zurückkommen.

Betrachtet man mit stärkeren Systemen (von der rechten Seite) etwa das letzte Tier einer Kette von 4 Primärascidiozooiden bei *P. giganteum,* in welcher die auch äußerlich deutlichen Einschnürungen den Zerfall der Peribranchialröhren und des Pericardialrohres bereits bewirkt haben

(Stadium G^a bei Salensky), so wird man unschwer die einzelnen primitiven Organe herausfinden Taf. XXXVI, Fig. 11). Es zeigt sich, daß das „Nervenrohr" bereits die beiden „Seitennerven", welche das Entodermrohr dorsal umgreifen, gebildet hat, während es distal, lang und dünn ausgezogen, bis in die Spitze der Knospe reicht. Noch deutlicher läßt sich diese distale Verlängerung bei Betrachtung von der Ventralseite (das ist die dem Dotter des Individuums abgekehrte) erkennen, und zwar schon in bedeutend jüngeren Stadien, wenn die Durchschnürung der Peribranchialröhren und des Pericardialrohres noch nicht erfolgt ist. Gegenüber, an der dem Dotter aufliegenden Dorsalwand, liegt ein deutlicher Zellstrang, welcher von der Spitze der „Seitennerven" bis wieder in die Spitze der Knospe reicht und seine größte Dicke im hinteren Körperabschnitt besitzt. Es ist der Genital- oder Keimstrang, wie die weitere Entwickelung zeigt. Die Peribranchialräume beginnen bereits mit dem Darmrohr durch Kiemenspalten in Verbindung zu treten; die radiäre Zellenordnung in drei Gruppen ist erkennbar, der Durchbruch selbst noch nicht erfolgt. Dorsal liegt endlich dem mittleren und hinteren Teile des Peribranchialsackes das Pericardialrohr (der Pericardialstrang) an, das auf jüngeren Stadien, unmittelbar nach der Abschnürung vom mütterlichen Pericardialfortsatz, die ganze Länge der Knospe durchzog, nunmehr aber bereits nach hinten verlagert erscheint, wahrscheinlich verdrängt durch die im Vorderteil besonders stark dorsalwärts wachsenden Peribranchialsäcke. Die geschilderten Verhältnisse erinnern sofort an die oben besprochenen jüngeren Knospenstadien, und der Vergleich der Abbildung (Taf. XXXVI, Fig. 11) dieser „Primärknospe" mit den entsprechenden Stadien von („sekundären") Ascidiozooidknospen (Taf. XXXIII, Fig. 5; Taf. XXXVI, Fig. 7) läßt die Analogie — von äußeren Formunterschieden abgesehen — im Aufbau aufs deutlichste erkennen. Der einzige in die Augen springende Unterschied beim Vergleich mit den entsprechenden „Sekundärknospen" von *P. giganteum* (Taf. XXXVI, Fig. 6, 7) ist der, daß der Geschlechtsstrang der Primärknospe jenem gegenüber recht unentwickelt erscheint; dort birgt er stets eine mächtige Eizelle neben mehreren unentwickelten, während hier von solchen nichts zu erkennen ist. (Der Geschlechtsstrang bei *P. Agassizi* beharrt bekanntlich offenbar bis ins hohe Alter des Tieres auf diesem embryonalen Zustande.)

Querschnitte durch ein Primärknospenstadium (Taf. XXXVIII, Fig. 8—11), welches dem Taf. XXXVI, Fig. 11 gezeichneten ähnlich ist, bestätigen nicht nur die am Totoobjekt gemachten Beobachtungen, sondern weisen ebenfalls auf die analogen Verhältnisse bei sekundären Ascidiozooidknospen hin (vgl. Taf. XXXVII, Fig. 6—9). (Wenn in Fig. 8 und 9, Taf. XXXVIII, wo außer dem Entodermrohr und dem Geschlechtsstrang die verjüngten distalen Partien der Peribranchialtaschen und des Pericardialrohres geschnitten erscheinen, die rückwärtige Verlängerung des Nervenrohres nicht getroffen ist, wie es nach Taf. XXXVI, Fig. 11 sein müßte, so hat das seinen Grund darin, daß die geschnittene Primärknospe die erste proximale war, wo immer der „Nervenfortsatz" weniger lang ausgezogen erscheint als in der gleichalterigen distalen.)

Die vollkommene Analogie der Verhältnisse zwischen jungen Primär- und Sekundärknospen läßt schon vermuten, daß auch die weitere Entwickelung der Primärorgane in der gleichen Richtung fortschreiten dürfte. Die Untersuchung einer lückenlosen Reihe weiterer Entwickelungsstadien in toto, von denen aus diesem Grunde nur zwei noch (Taf. XXXVI, Fig. 12, 13) gezeichnet sind, bestätigt auch diese Vermutung, ganz besonders, was die Entstehung des

Stolos in den Primärknospen anlangt. Wir sehen nämlich (Taf. XXXVI, Fig. 12 und 13), daß, genau wie in den Sekundärknospen, bei der weiteren Ausgliederung und Umlagerung (cf. Pericard und Ganglion) die Organe distalwärts sich ausziehen, wieder gewissermaßen Fortsätze in die Spitze entsenden, gleichviel in welchem Knospenabschnitt die Organe selbst liegen.

Wiederum macht das Nervenrohr damit den Anfang, und demgemäß erfolgt auch bei ihm zuerst die Abschnürung des distalen verjüngten Teils vom eigentlichen Ganglion. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in den Sekundärknospen von *P. giganteum* fand ich diesen „Nervenfortsatz" hier auf allen Stadien der Entwickelung medioventral der Epidermis anliegend (also wie bei *P. Agassizi*), während seine Spitze in den Sekundärknospen von *P. giganteum* schon auf frühen Stadien gegen die Ventralwand des Entodermrohres gebogen erscheint (vgl. Taf. XXXVI, Fig. 8—10). Für die Entwickelung des Stolos hat dieser Unterschied natürlich keinerlei Bedeutung.

Die Abschnürung der übrigen Stränge vom Mutterboden vollzieht sich im jungen Primärascidiozooid etwa zu demselben Zeitpunkte und auch in derselben Aufeinanderfolge (rechter, dann linker Peribranchialstrang, endlich Pericardialstrang) wie im jungen Sekundärascidiozooid. Die in den Figg. 12—14, Taf. XXXVIII und 1—18, Taf. XXXIX gegebenen Querschnitte, welche auch die Zwischenstadien von Fig. 11—13, Taf. XXXVI berücksichtigen, mögen die Verhältnisse weiter belegen. Ueberall treten auf den Schnitten durch die distale Knospenregion (Taf. XXXVIII, Fig. 8, 12 und 13, Taf. XXXIX, Fig. 4, 8, 16—18), genau wie bei den Sekundärknospen, die Zellgruppen der Organfortsätze scharf abgegrenzt gegeneinander und gegen das dichte Eläoblastgewebe heraus.

Wir sehen also, daß die Entwickelung des Stolo prolifer in den Primärascidiozooiden genau so verläuft wie in den „sekundären"; d. h. auch die im Stolo der Primärascidiozooide vereinigten Stränge sind selbstverständlich nicht nur die gleichen wie in den übrigen Ascidiozooiden, sondern entstehen auch hier als Fortsätze der entsprechenden Organe des mütterlichen Individuums.

Es wäre nun in der That verwunderlich, wenn einem so erfahrenen Forscher wie Salensky diese Art der Stolobildung in den 4 Primärascidiozooiden bei seinen Untersuchungen über die postembryonale Entwickelung ganz und gar entgangen sein sollte. In Wirklichkeit hat auch, wie sich bei genauerem Zusehen ergiebt, Salensky Pericardialfortsatz und Peribranchialfortsätze im Primärascidiozooid ebenso verfolgt wie vor ihm Seeliger im sekundären; aber wie dieser jene Stränge fälschlich als Mesodermstränge deutete, so verfiel auch Salensky nahezu demselben Irrtum, indem er, wie gleich bewiesen werden soll, den linken Peribranchialfortsatz für einen „linken Mesodermstrang" ansah und den Pericardial- und rechten Peribranchialfortsatz zusammen für den „rechten Mesodermstrang des Keimstockes" hielt.

Der bezeichnete „linke Mesodermstrang des Keimstockes" wird von Salensky (1892) zuerst auf einem Querschnitt (Fig. 64) durch den distalen Teil des Stadiums F (wo der zungenförmige Stolo des Cyathozooids eben die ersten sanften Querfurchen erkennen läßt, der distale Abschnitt der „Keimscheibe" also zur Ascidiozooidkette wird) gezeichnet. Er soll hier zusammen mit dem entsprechenden rechten Mesoderm- oder Pericardialstrange aus freien Mesenchymzellen

sich gebildet haben. Daß weder dieser linke Strang hier vorkommt, noch daß die Entstehung des rechten so verläuft, soll unten S. 351 ff. bewiesen werden (vgl. Taf. XXXVIII, Fig. 6 und 7). Im Stadium G nach SALENSKY (der deutlich segmentierten Ascidiozooidkette) soll „die Anlage der beiden Zellgruppen bedeutende Fortschritte gemacht" haben. „Hier ergiebt sich zunächst ein Unterschied in der Entwickelung zwischen der rechten und linken Zellgruppe, von denen sich die erste in das Pericardium verwandelt, während die zweite immer solid bleibt und später in den Knospenstock übergeht" (S. 44). In der Querschnittserie Fig. 55—55 F bei SALENSKY sind diese Stränge zum Teil in den entsprechenden Schnitten eingezeichnet. Sie entstammen einem etwas älteren Stadium als die von mir Taf. XXXVIII, Fig. 8—11 gezeichneten. Hält man die sehr ausführliche Besprechung[1]) (S. 44) der (zugestandenermaßen schiefen) Schnitte mit den Figuren zusammen und vergleicht damit die eigenen Totobeobachtungen und Schnittresultate, so ergiebt sich, daß SALENSKY hier (in Fig. 55—55 B, ebenso wie in den entsprechenden Schnitten älterer Stadien, die gleich besprochen werden sollen) den linken Peribranchialfortsatz für den „linken Mesodermstrang" gehalten hat.

Dieser hier gekennzeichnete Irrtum findet sich auch in den Figuren 65—65 B.

Es sind Querschnitte durch das Stadium H, welche den von mir Taf. XXXIX, Fig. 8 und 9 dargestellten etwa entsprechen. Der in Fig. 65 B mit *Pc'* bezeichnete Strang ist wieder der linke Peribranchialfortsatz, der rechte neben dem Pericard ist nicht gezeichnet; in Fig. 65 sind die Zellgruppen rechts und links vom Endostylfortsatz nicht bezeichnet, die Zellgruppe rechts ist nicht als getrennte (die des rechten Peribranchialfortsatzes und des Pericardialfortsatzes) erkannt (vgl. meine Fig. 8, Taf. XXXIX). In der Schnittserie Fig. 58 bei SALENSKY (Querschnitte durch das Stadium J, welche meinen Figuren 16 und 17 auf Taf. XXXIX etwa entsprechen) sind die betreffenden Zellgruppen mit *Ksm* und *Ksm'*, d. h. Mesodermstrang des Keimstockes, bezeichnet und wieder für den linken „Mesodermstrang" der linke Peribranchialfortsatz, für den rechten Mesodermstrang der rechte Pericardial- und rechte Peribranchialfortsatz gehalten worden. In Fig. 57 sind die beiden Peribranchialstränge, die hier getroffen sein müßten, wie meine entsprechenden Schnitte Fig. 18, Taf. XXXIX durch dasselbe Stadium beweisen, nicht gezeichnet. Vergleicht man die citierten Schnittzeichnungen SALENSKYS mit den von mir bezeichneten Schnitten durch gleichalterige Stadien (Taf. XXXVIII, Fig. 8 und 12 mit Fig. 55 A und B bei SALENSKY; Taf. XXXIX, Fig. 8 mit Fig. 65; Taf. XXXIX, Fig. 16 und 17 mit Fig. 58 C—G), so wird man die aufgestellten Behauptungen bestätigt finden.

Natürlich fällt auch dann die Folgerung, welche SALENSKY aus diesen irrig gedeuteten Verhältnissen zieht; daß nämlich aus der linken, „von den zwei symmetrisch gelagerten Mesen-

1) SALENSKY beschreibt diese Schnitte mit folgenden Worten: „Im hintersten Schnitt (Fig. 55) besteht das Mesoderm ..... aus zwei lateralen Zellgruppen, in denen man die beiden oben beschriebenen Zellengruppen *(El* und *pc)* [soll heißen Eläoblast und *Pc'*, linker Mesodermstrang, in der Figur steht *pcm*] leicht erkennt. Auf der linken Seite des Schnittes liegen die beiden Zellengruppen [es sind in Wirklichkeit der linke Peribranchialstrang und der Eläoblast], auf der rechten konnte ich nur eine, nämlich die äußere, unterscheiden [weil schief geschnitten]. Auf dem unmittelbar folgenden, weiter nach vorn geführten Schnitt (Fig. 55 A) sind schon die beiden symmetrisch gelagerten inneren Zellgruppen *(pc* und *pc')* deutlich zu erkennen. Die auf der linken Seite ist lamellös und besteht aus einer Zellenlage [linker Peribranchialstrang]; die auf der rechten Seite hat eine ovale Gestalt und ist nach oben von einer anderen, ebenfalls (im Querschnitt) ovalen Zellengruppe begrenzt *(prbr)*, welche nichts anderes als das hintere Ende des rechten Peribranchialrohres darstellt. Im Schnitt Fig. 55 B, welcher aus der Region der hinteren Kiemenspalte entstammt, bleiben die Bauverhältnisse der Zellengruppe der rechten Seite dieselben, während die auf der linken Seite nur durch eine Zelle repräsentiert ist [entweder eine Zelle des Eläoblastes oder des linken Peribranchialrohres]; offenbar ist in diesem Schnitt das vordere Ende der linken Zellengruppe getroffen. In dem weiter nach vorn liegenden Schnitt (Fig. 55 C) ist sie nicht mehr zu erkennen [weil hier der linke Peribranchialstrang erkannt ist]."

[ ] Alles was in diesen eckigen Klammern steht, ist von mir dem Zitat eingefügt.

chymzellengruppen" und dem hinteren Teile des rechten Stranges die „Mesodermstränge des Knospenstolos" hervorgehen sollen. Richtig ist an dieser Darstellung nur die Angabe, daß der rechte, einzig und allein vorhandene Strang als wirklicher „Pericardialstrang", der das Pericard liefert, nicht aber als „Mesodermstrang" in den Stolo eintritt. Ueber die Weiterentwickelung dieses rechten Mesodermstranges hat SALENSKY übrigens keine Beobachtungen angestellt.

Somit ist die auch in die Lehrbücher übergegangene Angabe SALENSKYS von dem Vorhandensein zweier „Mesodermstränge des Keimstockes" in den Primärascidiozooiden dahin zu berichtigen, daß nur der rechte thatsächlich existiert und in den Stolo eintritt. Es ist der von mir in den „sekundären" Knospen zuerst nachgewiesene „Pericardialstrang", den SALENSKY in den Primärknospen zuerst auffand, seinen Eintritt in den Stolo postulierte, aber nicht durch Untersuchung bewies. Ein „linker Mesodermstrang" dagegen kommt in den Primärascidiozooiden in keinem Stadium der Entwickelung vor (natürlich auch nicht in den sekundären), sondern mit diesem ist von SALENSKY der von mir aufgefundene linke Peribranchialstrang verwechselt worden, während der rechte Peribranchialstrang von ihm in den Primärknospen übersehen wurde. Nicht unerwähnt sei, daß KORSCHELT und HEIDER (Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte, spezieller Teil, S. 1393) auf Grund der Angaben von SALENSKY und SEELIGER bereits die Vermutung aussprachen, „man möchte wohl vielleicht geneigt sein, die Peribranchialröhren der *Pyrosoma*-Knospen mit den oben erwähnten sogenannten Mesodermsträngen des Stolos in genetische Beziehungen zu bringen".

Es entstehen demnach die Peribranchialräume der Sekundärascidiozooide nicht durch Ektodermeinstülpungen, wie SALENSKY glaubte, ebensowenig das Nervensystem, sondern diese Organe gehen durch Abschnürung aus den entsprechenden Organen des Muttertieres hervor.

Geschlechtsstrang. Was die Entstehung des Genitalstranges anlangt, so bestehen ebenfalls lebhafte Kontroversen zwischen SALENSKY und SEELIGER. SALENSKY hatte behauptet, „daß die Anlage des Genitalstranges in einem viel früheren Stadium auftritt, als es SEELIGER angiebt" (S. 55). SEELIGER wies (1892) diesen Vorwurf als unbegründet zurück, wurde aber (1892[a]) offenbar durch ihn veranlaßt, in einer speciellen Untersuchung die „erste Bildung des Zwitterapparates" in den 4 Primärascidiozooiden zu studieren.

Was das erste Auftreten des Genitalstranges anlangt, so sind auf dem Stadium G nach SALENSKY (deutlich eingeschnürte, aber noch geradegestreckte Ascidiozooidenkette) nicht nur „Andeutungen" von der Bildung des Genitalstranges vorhanden, wie SALENSKY meint, sondern er ist, wie ich es auf Taf. XXXVI, Fig. 11 (entspricht etwa dem Stadium G[a] SALENSKYS, ist also noch jünger als G), dargestellt habe, bereits vorhanden, und zwar als ein Strang, der vom Ende der Seitennerven mediodorsal bis nahezu ans Ende der Knospe reicht. Die Entstehung selbst geht aber viel weiter, bis zu dem Stadium zurück, wo der Stolo des Cyathozooids (die Ascidiozooidenkette) noch zungenförmig breit und ungegliedert erscheint und die untere, dem Dotter aufliegende Wand etwa erst im distalen Dritteil geschlossen ist. Es würde dieses Stadium etwas jünger als das von KOWALEVSKY in Fig. 35 gezeichnete sein.

Querschnitte durch den distalen Abschnitt (Taf. XXXVIII, Fig. 5) zeigen über der Dorsalwand gewöhnlich in zweischichtiger Anordnung diejenigen dichtgedrängten Mesenchymzellen, welche bei der von hinten und von den Seiten her fortschreitenden Entfaltung der basalen Stoloepidermis von der „Zellenzone" passiv mit in die Stolohöhle gedrängt worden oder nach Salenskys Beobachtungen auch aktiv eingewandert sind (vgl. darüber Genaues Salensky S. 40 ff.). Sie scheinen der Hauptmasse nach bereits fixiert zu sein; denn auf älteren Stadien tritt dasselbe Bild hervor, wie es z. B. von Kowalevsky in Fig. 44 (aus dem bereits segmentierten Stolo) gezeichnet wurde. Mehrfach — ich habe eine ganze Anzahl ähnlicher Stadien geschnitten — zeigt nun diese Zellmasse bereits auf diesem Stadium eine Tendenz zum Zerfall in einen zentralen und zwei seitliche Teile, und es kann, wie aus der weiteren Entwickelung klar hervorgeht, kein Zweifel sein, daß wir es bereits hier, also unmittelbar nachdem sich der distale Teil des Stolos des Cyathozooids vom Dotter abhebt, mit der Anlage des Genitalstranges (im centralen Zellteil) und des Eläoblastes (in den seitlichen Partien) zu thun haben. Daß dabei noch weitere Mesenchymzellen übrig bleiben und neu einwandernde hinzukommen, die zur Bildung des übrigen Mesenchyms beitragen, soll damit natürlich nicht bestritten werden (vgl. darüber Julins [1912] ausführliche Darstellungen). Bestreiten muß ich aber entschieden Salenskys Angabe (S. 56), wonach auch die „Kalymmocyten" sich an der Bildung des Geschlechtsstranges beteiligen sollen.

Auf dem Taf. XXXVI, Fig. 11 dargestellten Stadium erscheint der Geschlechtsstrang im subintestinalen Blutsinus (Salensky) auch auf den Schnitten (Taf. XXXVIII, Fig. 8—10) von den umgebenden Mesenchymzellen überall scharf abgegrenzt. (Salensky redet dagegen auf einem etwas älteren Stadium G, Fig. 55 A erst von „Andeutungen" und zeichnet lockere Zellen.) Nicht recht geben kann ich Salensky, wenn er behauptet, daß der Genitalstrang später im Stadium J, welches etwa Fig. 12, Taf. XXXVI entspricht, nur bis zum Niveau des Pericards reichen soll. Nach meinen Beobachtungen reicht er auch in bedeutend älteren Stadien (Taf. XXXVI, Fig. 13) noch weit proximal darüber hinaus, nämlich bis an die nunmehr sich bildende Cloacalhöhle; erst die distalwärts zu fortschreitende Vereinigung der beiden Peribranchialtaschen zur Cloake drängt den Genitalstrang nach hinten. Wenn meine Totozeichnungen nicht für beweiskräftig gehalten werden sollten, verweise ich noch auf die Schnitte Taf. XXXIX, Fig. 1—3 und 10—12 aus dem Stadium G—H und H—J, wo wir den Genitalstrang z. B. noch in der Höhe des Enddarmes (Fig. 3 und 12) getroffen finden. Bestätigen möchte ich dagegen, daß alsbald, aber vorübergehend, ein Lumen im Geschlechtsstrang auftritt (Taf. XXXIX, Fig. 8). Was die weitere Entwickelung des Genitalstranges in den Primärascidiozooiden anlangt, so bestreitet Salensky zu Unrecht Seeligers Angabe, wonach später im Genitalstrang neben gewöhnlichen Mesodermzellen solche mit größerem bläschenförmigen Kern vorkommen sollen. Lassen sich doch, aber sicher nur ausnahmsweise, schon auf viel früheren Stadien recht ansehnlich vergrößerte Zellen im Genitalstrang nachweisen (vgl. Taf. XXXVIII, Fig. 13).

Auch darüber gehen die Ansichten beider Forscher auseinander, ob die in älteren Primärascidiozooiden ein wenig dorsalwärts vom Keim- oder Geschlechtsstrange gelegenen Zellen, von denen Seeliger die Geschlechtsorgane des Primärascidiozooids ableiten möchte, vom Keimstrang abstammen. Seeliger suchte diese seine Vermutung in jener oben erwähnten Specialuntersuchung (1892 a) zu beweisen, nachdem eben Salensky eine „Differenzierung des Genitalstranges

in zwei Teile", in die Anlage der Geschlechtsorgane des Primärascidiozooids und in die mesodermale Zellengruppe, welche (als Geschlechtsstrang) in den Stolo des Individuums eintritt, bezweifelt hatte.

Hätten SEELIGER (1892a) auch frühere Stadien von Primärascidiozooiden bei der Untersuchung zur Verfügung gestanden, so würde ihm sein Nachweis, daß die dorsale Zellgruppe nur der abgeschnürte dorsale Teil des Keim- (= Geschlechts)-Stranges ist, ebenso leicht und sicher gelungen sein, wie die völlig korrekte Darlegung der Zerschnürung des Geschlechtsstranges in den „sekundären" Knospen. In der That verläuft sie in den Primärascidiozooiden genau so wie hier. Und vielleicht haben SALENSKY (1892) nur theoretische Erwägungen zu der Ansicht veranlaßt, daß die von ihm im Primärascidiozooid beobachteten Zellen, „die ihrer Lage und ihrer Form nach denjenigen Zellen entsprechen, von welchen SEELIGER den Zwitterapparat herzuleiten versucht", Konglomerate von Mesenchymzellen resp. Kalymmocyten seien „und in keiner Beziehung zur Entwickelung des Geschlechtsapparates stehen" (S. 56, 57). Bekanntlich war SALENSKY der Meinung, daß die Primärascidiozooide wohl eine Anlage der Geschlechtsorgane besäßen, die Zellen derselben aber nicht zur Reifung in dieser Generation kämen, sondern als Geschlechtsstrang in die folgende, durch Knospung entstandene Generation übergingen".

Somit wäre nachgewiesen, daß auch der Stolo der Primärascidiozooide genau in derselben Weise entsteht und sich aus den gleichen sieben Strängen zusammensetzt wie in allen übrigen Ascidiozooiden, indem nämlich alle wichtigeren Organe (Nervensystem, Kiemendarm, Peribranchialtaschen, Pericard und Geschlechtsanlage) auf frühen Entwickelungsstadien Fortsätze in die distale Knospenspitze entsenden, welche sich schließlich von den betreffenden Organen abschnüren und als Stolostränge wieder die entsprechenden Organe der neuen Knospe bilden.

Da nun die Peribranchialröhren des Cyathozooids aus Ektodermeinstülpungen hervorgehen und die Peribranchialräume der Primärascidiozooide die direkten Fortsetzungen jener sind (von denen wieder die Peribranchialröhren aller folgenden Ascidiozooide sich abschnüren), so müssen die Peribranchialräume aller Ascidiozooide wie die des Cyathozooids ektodermal sein. Dieselbe direkte Abstammung von dem entsprechenden Organ des Cyathozooids gilt für das Pericard (inkl. Herz). Da das Pericard des Cyathozooids aber als Mesodermgebilde entsteht, so ist auch das Pericard aller Knospen mesodermal. Unter der Voraussetzung, daß die von SALENSKY beobachtete Entstehung des Nervensystems der Primärascidiozooide vom Ektoderm aus den Thatsachen entspricht (woran nicht zu zweifeln sein wird, vgl. unten S. 353 ff.), so ist auch das Nervensystem aller übrigen Ascidiozooide ektodermal, denn es stammt ja auch auf direktem Wege von dem der vier ersten Individuen ab.

Ein solcher direkter Uebergang mütterlicher Organe in die Tochterindividuen gilt endlich auch für die Geschlechtsdrüsen. Da aber das larvale Mutterindividuum, das Cyathozooid, selbst keine Geschlechtsorgane zur Ausbildung bringt, hebt die Abstammung der Geschlechtsdrüsen der Stockindividuen, ähnlich wie beim Nervensystem, erst in den Primärascidiozooiden an, wo wir den Geschlechtsstrang auf sehr frühem Stadium schon aus Mesenchymzellen entstehen sehen, so

daß, woran ja nie gezweifelt worden ist, die Geschlechtsorgane aller Pyrosomen mesodermal sein würden. Die Abstammung des Kiemendarms endlich bedarf kaum besonderer Erwähnung. Es bleibt ja das Entodermrohr der 4 Primärascidiozooide als Fortsetzung des Darmrohres des Cyathozooids in den Verbindungsstücken der einzelnen Primärindividuen so lange erhalten, bis diese Verbindungsgänge in höherem Knospenalter selbst durchschnürt werden. Dasselbe gilt bekanntlich auch von den Zwischenstücken am Stolo.

Es bestätigt sich somit jedenfalls für *Pyrosoma*, was angesichts der befremdlichen Angaben Seeligers über die Entstehung der Stolostränge Korschelt und Heider (1893, S. 1393) bereits aussprachen, „daß im Stolo prolifer keines der Primärorgane neu angelegt wird, sondern daß dieselben sämtlich auf die entsprechenden Organe des Embryos zurückzuführen seien, von denen sie sich abschnüren".

Wenn die Verfasser dabei besonders „die für den Ventralstolo von *Doliolum* bekannt gewordenen Verhältnisse" für geeignet halten, diese Vermutung zu stützen, so durfte ich (1906) schon darauf hinweisen, daß eine erneute Untersuchung und gleichzeitig kritische Wertung der Angaben von Grobben (1882) und Uljanin (1884), auf welche sich Korschelt und Heider seiner Zeit stützten, eher das Gegenteil darthun.

Thatsächlich zeigt der Stolo vom *Doliolum* in Bezug auf die Herkunft seiner Stränge Aehnlichkeiten mit denen der Pyrosomen, wenn auch, wie hervorgehoben werden muß, die Analogie des Pyrosomenstolos mit dem Salpenstolo ungleich größer ist, was sich schon aus dem Vergleich von Querschnitten dieser drei Bildungen sofort ergiebt.

Es liegen auch bei *Doliolum* Ausstülpungen oder Fortsätze der wichtigsten Larvenorgane vor, und zwar des Kiemendarms (der Pharyngealhöhle), der Peribranchial- (= Cloacalhöhle) und des Pericards. Aber die Art der Entstehung ist eine ganz andere. Die Ausstülpungen des Kiemendarms sind paarig, von den beiden Peribranchialtaschen (der Cloacalhöhle) entstehen sogar je zwei Paar, also 4 Stränge, dazu kommt der Pericardial- (oder Herz-)strang und ein Mesodermzellhaufen, so daß sich im ganzen 8 Stränge im *Doliolum*-Stolo zusammenfinden. Wenn schon die Entstehung der Stolokonstituenten bei *Doliolum* sehr von den Verhältnissen im Pyrosomenstolo abweicht, so gilt das in noch viel höherem Maße von der Verwertung der Stränge, d. h. von der Umbildung zu den Knospenorganen. Es entstehen aus ihnen, woran kaum mehr zu zweifeln sein dürfte, nicht die entsprechenden, also die Organe, von denen die Stränge selbst abstammen, sondern ganz andere; z. B. das Nervensystem der Knospe von dem Mesodermzellenhaufen, die Pharyngealhöhle (der Kiemendarm) von der Cloacalhöhle (dem Peribranchialraum) der Larve, dagegen liefert die Pharyngealhöhle der Larve die Geschlechtsorgane der Knospe, der Pericardialstrang wird nicht zum Aufbau des Knospenherzens verwendet, sondern das Herz der Knospe entsteht aus dem Kiemendarm derselben, die Cloacalhöhle der Knospe entsteht als Ektodermeinstülpung, obschon Ausstülpungen der mütterlichen Cloacalhöhle (des Peribranchialraums) im Stolo vorhanden sind.

Wenn wir diese Verhältnisse bei *Doliolum* mit denen bei Pyrosomen und Salpen vergleichen, so dürfte — selbst bei der immer noch unsicheren Kenntnis über die Stolobildung der Salpen — eines klar sein, daß nämlich die Entstehung der Knospenorgane bei *Doliolum* stark abgeleitete Züge aufweisen müsse. Jedenfalls sind gerade die zur Zeit gemachten Befunde bei *Doliolum* nicht geeignet, den Satz über die Ableitung der Knospenorgane von den entsprechenden

Organen des Embryos zu stützen; sie zeigen vielmehr zusammen mit den von Synascidien bekannt gewordenen Knospungsverhältnissen, daß dieser Satz nicht im ganzen Tunicatenstamme gelten kann. Vielmehr möchte man angesichts dieser Thatsachen zu dem Schlusse von Chun (1890) kommen: „Den Keimblättern sind weder histologische, noch auch organogenetische Prädispositionen eigen."

Die vorausgehenden Erörterungen über die Bildung des Stolo prolifer in den 4 ersten und den folgenden Ascidiozooiden veranlassen noch, auf die schon mehrfach aufgeworfene Frage einzugehen, ob die Entstehung der 4 Primärascidiozooide aus dem Cyathozooid als Teilung oder Knospung aufzufassen sei. Kowalevsky (1875) faßt (S. 621) seine diesbezüglichen Erörterungen mit den Worten zusammen: „Bei dieser Auffassung des Vorganges hätten wir hier eine gewisse Teilung der primitiven, aus dem Ei entstehenden embryonalen Anlage oder des Cyathozooids." Nach diesen Worten müßte es scheinen, als ob Kowalevsky die Entstehung der Ascidiozooidenkette als einen Teilungsvorgang angesehen hätte (wie z. B. Seeliger es auch verstand). Ich glaube jedoch bestimmt, daß, wie die vorausgehenden und nachfolgenden Sätze zeigen, Kowalevsky mit dem Ausdruck „eine gewisse Teilung" diesen Vorgang nicht im Gegensatz zur Knospung stellen wollte, sondern sogar einen Knospungsvorgang mit diesen allerdings mißdeutigen Worten meinte. Denn einige Zeilen weiter oben lesen wir: „Diese Embryonen (gemeint sind die 4 Primärascidiozooide) oder genauer besprochen, diese 4 Knospen"....., und weiter: „Was deren erstes Auftreten betrifft, so kann man schon das Abnehmen des hinteren Endes des Cyathozooids vom Dottersack als eine beginnende Knospung ansehen." Und unmittelbar an jenen oben zitierten mißverständlichen Satz anschließend heißt es: „Möchten wir diese Bildung der 4 Ascidiozooide mit ähnlichen Vorgängen bei anderen Tunicaten vergleichen, so fällt uns besonders in die Augen die Aehnlichkeit mit den Salpen, bei denen die aus dem Ei sich entwickelnde Salpe noch während der embryonalen Stadien schon den Stolo bildet, auf dem auch die einzelnen Knospen angedeutet sind." Ich denke, solch einen Widerspruch innerhalb weniger Zeilen, wie er sich ergeben würde, wenn wir „die gewisse Teilung" buchstäblich nehmen wollten, dürfen wir einem Forscher wie Kowalevsky nicht nachsagen. Und Salensky (1892, S. 89) hatte vielleicht recht, wenn er Seeliger (1888) entgegnete, daß dessen Auffassung, es liege (S. 407) „in der Bildung der 4 ersten Ascidiozooide eine wirkliche Teilung auf früher embryonaler Entwickelungsstufe vor", „auf unrichtiger Interpretation der Kowalevsky-schen Angaben" beruhe. Seeliger war seiner Zeit einzig auf die Beschreibung Kowalevskys angewiesen und hatte die Verhältnisse am Cyathozooid selbst nicht studiert; vielleicht nur deshalb kam er zu der Meinung: „Mit dieser Knospung der Ascidiozooide am Cyathozooid läßt sich die der Salpen nicht vergleichen." Der Hauptgrund dieser Auffassung ist für Seeliger der Umstand, daß in den Primärascidiozooiden bereits alle wichtigen Organe (mit Ausnahme des Nervensystems) vorhanden und (zunächst) mit den entsprechenden des Muttertieres in Verbindung sind, während, wie er zeigte, bei den Salpen und auch bei den späteren Ascidiozooiden undifferenzierte Derivate aller drei Keimblätter in die Stolohöhle übertreten und die Knospen bilden.

Dem würde entgegenzuhalten sein, daß zunächst nach den neuen Untersuchungen über die Knospung der Salpen von Brooks (1893) und Korotneff (1894) die „außerordentliche Umbildungsfähigkeit" des embryonalen Mesoderms im Stolo, welches Seeliger mit Bezug auf die Salpenknospen gelehrt hatte, nicht vorhanden sein dürfte, da ganz sicher das Nervensystem und

höchstwahrscheinlich auch die Peribranchialröhren der Salpenknospe nicht aus dem Mesoderm hervorgehen, wie Seeliger wollte, sondern ebenso wie das Pericard (Korotneff) aus „differenzierten Anlagen" ihre Entstehung nehmen. Für *Pyrosoma* glaube ich aber einwandfrei bewiesen zu haben, daß von undifferenziertem Zellmaterial im Stolo überhaupt nicht, sondern nur von Organanlagen die Rede sein kann. Es sind hier wie dort, in den primären wie sekundären Ascidiozooiden, dieselben Organanlagen, nicht einmal die Peribranchialröhren ausgenommen, die, wie Salensky ja noch glaubte, in den Sekundärascidiozooiden aus Ektodermeinstülpungen sich bilden sollten.

Auch der Grad der Entwickelung der Organanlagen ist bis auf den Geschlechtsstrang in den 4 ersten und den folgenden Knospen so ähnlich, daß gleichaltrige primäre und sekundäre Knospen sich auch äußerlich stark ähneln (vgl. Taf. XXXVI, Fig. 7—8 mit Fig. 11—13).

In der That betrachten auch z. B. Salensky, Korschelt und Heider (1893, S. 1365) die Entstehung der 4 ersten Ascidiozooide als „stoloniale Knospung". Die letzteren Autoren führen als Beweis dafür, daß keine Querteilung vorliegt, die Thatsache der Organverschiebung an, welche bewirkt, daß die spätere Längsachse der Primärascidiozooide senkrecht zur Längsachse des Stolos steht.

Eine Teilung kann meines Erachtens auch deshalb nicht vorliegen, weil die beiden Teile, Cyathozooid und Ascidiozooidenkette, keine gleichwertigen, einander koordinierten Teile sind, was der Begriff der Teilung fordert. Der eine Teil, das Cyathozooid, ist nicht nur gestaltlich (infolge der enormen Dottermenge) dem andern völlig unähnlich, sondern bleibt auch larval und geschlechtslos, während der andere Teil, die 4 Primärascidiozooide, sich weiter entwickelt, zeugungsfähig wird und völlig die Gestalt der sekundären Ascidiozooide erwirbt. Wir werden aber, was eingewendet werden könnte, natürlich keineswegs annehmen dürfen, daß die ontogenetische larvale Entwickelung und die anschließende Resorption des Cyathozooids eine Folge der Erzeugung der Ascidiozooidenkette sei. Und wenn in der Phylogenie (was z. B. Salensky bezweifelt) einmal das Primärindividuum normale Pyrosomenausbildung besessen haben sollte, dann wäre der andere Teil immer noch nicht gleichwertig, da er sich eigentlich schon im Moment seiner Entstehung in vier Teile zu zerschnüren beginnt, denn die 3 Querfurchen treten bekanntlich fast gleichzeitig an dem Stolo (der Ascidiozooidenkette) auf. Hierin liegt der einzige Unterschied des Primärstolos (der Ascidiozooidenkette) des Cyathozooids zu dem Stolo der Ascidiozooide. Querfurchen müssen natürlich hier wie dort auftreten, während sie sich aber beim Primärstolo gleichzeitig bilden, wenn derselbe eine gewisse Länge erreicht hat, entstehen die Durchschnürungen am Stolo der Ascidiozooide successive, in dem Maße, wie er, distalwärts sich verlängernd, aus dem Mutterkörper hervorwächst. Daher die 4 Primärascidiozooide zwar auch an Alter und Ausbildung distalwärts zunehmen, also verschieden sind, aber unvergleichlich viel weniger als die Knospen des Sekundärstolos. Im Hinblick auf die Verschiedenheit der Knospen am Stolo würde man die 4 Primärascidiozooide geradezu als gleichaltrig bezeichnen dürfen, wie sie ja thatsächlich auch nahezu gleichzeitig zu knospen beginnen. Immerhin liegt hier kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied vor. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß die Ascidiozooidenkette der Stolo des Cyathozooids ist, welcher dem der *Doliolum*-Amme und der Solitärsalpe homolog ist.

b) Das Pericardialrohr der Ascidiozooidenkette.

Die Erörterungen über die Entstehung des Stolos in den Primärascidiozooiden veranlassen noch, besonders auf die Bildung des Pericardialrohres oder Pericardialstranges in den Primärascidiozooiden (der Ascidiozooidenkette) zurückzukommen. Es könnte die Erörterung überflüssig erscheinen, da wir uns doch seit KOWALEVSKY (1875) gewöhnt haben, das Pericardialrohr der Ascidiozooidenkette als direkte Fortsetzung vom Pericard des Cyathozooids zu betrachten. KOWALEVSKY hebt diese Thatsache an keiner Stelle seiner Arbeit ausdrücklich hervor, sondern begnügt sich, in seiner Beschreibung der drei Querschnitte (S. 623) durch dasjenige Stadium (Fig. 40), auf welchem Cyathozooid und Ascidiozooiden zum ersten Mal zu unterscheiden sind, darauf hinzuweisen, daß die Ascidiozooide „noch aus denselben Organen" wie die frühere „Keimscheibe" bestehen.

SALENSKY erörtert (1892) diese Verhältnisse genauer und kommt dabei (S. 38) zu einem wesentlich anderen Ergebnis: „In den zur Bildung des Stolos fertigen Keimscheiben verwandelt sich der hintere Teil des Pericardialrohres in einen soliden Zellenstrang, der von den in diesem Teile der Keimscheibe liegenden Mesenchymzellen gar nicht abgegrenzt ist". Daraus schließt er, „daß das Pericardialrohr bei seiner weiteren Entwickelung die Höhle verliert und in einzelne Zellen zerfällt, welche sich den übrigen Mesenchymzellen beimischen", und er findet an den entsprechenden Schnitten diese Vermutung bestätigt. Das Pericardialrohr (der Pericardialstrang) der Primärascidiozooide geht nun nach SALENSKY zusammen mit dem Eläoblast aus „gruppenweise angeordneten fixierten Zellen" in den Seitenteilen der Ascidiozooidenkette hervor.

So soll also nach SALENSKY das Pericardialrohr der 4 ersten Ascidiozooide nicht die direkte Fortsetzung des mütterlichen Pericards sein, sondern das Pericardialrohr der Keimscheibe (des Cyathozooids) löst sich auf und liefert (zusammen mit anderen Mesenchymzellen) wieder das Material zur Bildung des Pericardialstranges der Primärascidiozooide.

Ich kann diese Angaben SALENSKYS nicht bestätigen und befinde mich darin offenbar mit KOWALEVSKY und JULIN (1912) in Uebereinstimmung.

Ich habe eine sehr große Anzahl von Keimscheiben bezw. Ascidiozooidketten jeden nur möglichen Stadiums in toto untersucht und geschnitten, aber nur 3 hierher gehörige Querschnitte (Taf. XXXVIII, Fig. 5—7) abgebildet; denn ein Schnitt sagt thatsächlich so viel wie viele, da die Verhältnisse immer die gleichen sind. In keinem Stadium habe ich dabei gesehen, daß das Pericardialrohr „von den in diesem Teile der Keimscheibe liegenden Mesenchymzellen gar nicht abgegrenzt ist", und erst recht nicht, daß es sich in Zellen auflöst. Wenn SALENSKY dabei auf die Querschnitte Fig. 61—61 F des Stadiums E verweist, so ist zu bemerken, daß bereits KOWALEVSKY in seiner Fig. 36 ein solches Stadium in toto bei stärkerer Vergrößerung nach dem Leben zeichnete, in welchem sich das scharfbegrenzte Pericardialrohr bis nahezu ans Ende der Keimscheibe verfolgen läßt. Ich habe dieses und ähnliche Stadien, aufgehellt und gefärbt, in toto (und auf Schnitten, vgl. Taf. XXXVIII, Fig. 5) untersucht und hätte nur die klare Zeichnung KOWALEVSKYS wiederholen können, falls ich eins dieser Stadien hätte abbilden wollen. Auf dem Stadium F, wo die ersten sanften Einschnürungen am Stolo auftreten, der Distalabschnitt des Cyathozooids also zur Ascidiozooidenkette wird (KOWALEVSKY, Fig. 40), soll die Aggregation der seitlichen Mesodermzellen zum Pericardialrohr des Primärascidio-

zooids nach Salensky sich vollzogen haben (Fig. 64). Ich könnte mit Querschnitten durch wenigstens 3 oder 4 Zwischenstufen zwischen Stadium E und F nach Salensky aufwarten, von denen, da doch hier die Auflösung des mütterlichen Pericardialrohres sich vollziehen müßte, Salensky merkwürdigerweise keines abbildet. Ich müßte aber, wollte ich sie hier wiedergeben, fast die gleichen Bilder zeichnen, welche Taf. XXXVIII, Fig. 5, ein Querschnitt durch Stadium E Salensky, und Fig. 6 und 7, Querschnitte durch das Stadium F, zeigen. Es sind bezüglich des Pericardialstranges immer dieselben Verhältnisse, nämlich ein scharf begrenzter, meist mit einem Lumen ausgestatteter Zellkomplex, der sich durch die ganze Länge der Keimscheibe (Stadium E) bezw. der Ascidiozooidenkette zieht. Nur unmittelbar hinter dem mütterlichen Pericard (des Cyathozooids) zeigen die Querschnitte von den älteren Zwischenstadien (im Stadium F Salensky) die Zellen des Pericardialrohres gelockert, so daß man schließen muß, das Pericardialrohr der Ascidiozooidenkette (des Stolos) schnürt sich vom Pericard des Cyathozooids schließlich ab, und zwar, bevor es selbst in die vier Teile zerfällt. Es würde sich also das Pericardialrohr des Cyathozooidstolos (der Ascidiozooidenkette) genau so verhalten wie der Pericardialfortsatz in den Ascidiozooiden, beide trennen sich vom Pericard ab, bevor sie selbst im Stolo der Segmentation verfallen. Nur das zeitliche Verhältnis der Abtrennung zwischen Pericardial- und Peribranchialanlagen ist verschieden. In den Primärascidiozooiden erfolgt die Durchschnürung der Pericardialanlage vor der Trennung der Peribranchialröhren, in den Sekundärascidiozooiden dagegen schnürt sich der Pericardialfortsatz nach den Peribranchialfortsätzen ab (vgl. oben S. 329 u. 334).

Was die teils „solide", teils „röhrenförmige" Ausbildung der Pericardialanlage anlangt, so glaube ich, daß dieser Umstand ganz nebensächlich ist. Wenn die erst zungenförmig-breite Keimscheibe zur wurmförmigen Ascidiozooidenkette wird, tritt (wie die Vergleichung der verschiedenen, bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Totostadien und Schnitte unzweifelhaft ausweist), wohl als Folge der gewaltigen Längsstreckung, eine bedeutende Verjüngung in der Querachse ein. Dabei kommt es naturgemäß gelegentlich zum Schwund des ohnehin winzigen Lumens. Ferner wird das Lumen der Pericardialanlage dort sofort schwinden, wo die erste sanfte Einschnürung der Keimscheibe anhebt. Dann läßt sich bereits auch im Pericardialrohre des einzelnen Segments „vorn und hinten" unterscheiden (vgl. Taf. XXXVIII, Fig. 6 und 7), proximal, der Einschnürung nahe, ein Strang ohne Lumen, im mittleren Segmentabschnitt ein Rohr. Endlich wird zweifellos oft das Lumen des Pericardialrohres vorübergehend durch das wachsende rechte Peribranchialrohr zum Schwinden gebracht (vgl. Taf. XXXVIII, Fig. 5), da es diesem ja dicht anliegt. Das Zeichen einer beginnenden Auflösung ist aber dieser Schwund keinesfalls.

Es freut mich ganz besonders, daß Julin (1912) diese von mir bereits lange vor dem Erscheinen seiner Arbeit gemachten Beobachtungen in seiner Fig. 13a, einem Schnitte durch das von ihm Fig. 13 gezeichnete Stadium (gleich E bis F Salensky), durchaus bestätigt.

Wenn ich Salenskys Fig. 64 (Querschnitt durch Stadium F, wo die Pericardialröhren des Ascidiozooids entstanden sein sollen) mit den Bildern vergleiche, welche ich bei Querschnitten durch entsprechende Stadien erhielt (Taf. XXXVIII, Fig. 6 und 7), so muß ich gestehen, daß mir diese Darstellung, was Pericardial- und Eläoblastanlage anlangt, wenig zutreffend erscheint, und ich kann mir sie nur so erklären, daß Salensky zu diesem Bilde und auch zu den eben

besprochenen Befunden nur auf Grund eines nicht gut erhaltenen Materials gekommen ist (was Korotneff bereits als Grund für die bedeutenden, von Julin neuerdings zumeist bestätigten Irrtümer Salenskys bei der Darstellung der frühen Embryonalentwickelung ansah). Ein dem Pericardialrohr entsprechender **linker** solider Strang findet sich in **diesem** Stadium überhaupt nicht. Daß Salensky in älteren Stadien für diesen linken Mesodermstrang den Peribranchialfortsatz angesehen hat, wurde oben schon bewiesen.

Zusammenfassend darf ich also sagen, daß nach meinen Beobachtungen das mütterliche Pericardialrohr sich kontinuierlich nicht nur durch die Keimscheibe, sondern auch durch die Ascidiozooidenkette so lange erstreckt, bis es alsbald bei der fortschreitenden Segmentierung derselben als erster von sämtlichen Strängen durchschnürt wird. Vorher schon hat sich die Anlage, gleichsam der „Stiel", vom mütterlichen Pericard unmittelbar distal hinter demselben auf eine kurze Strecke durchschnürt (wie ja auch eine Trennung der im Cyathozooid verbleibenden Stücke der Peribranchialröhren von denen der Ascidiozooide auf frühen Stadien erfolgt). Von einer Auflösung der Pericardialanlage während des Ueberganges der Keimscheibe zur Ascidiozooidenkette kann keine Rede sein.

c) Zur Entstehung des Nervensystems in den Primärascidiozooiden.

Seit den grundlegenden Untersuchungen von Kowalevsky (1875) wissen wir, daß Peribranchialröhren, Kiemendarm und Pericardanlage der Primärascidiozooide die direkten Fortsetzungen der entsprechenden larvalen Organe des Cyathozooids sind. Bezüglich des Nervensystems der ersten Ascidiozooide konnte Kowalevsky nur konstatieren (S. 18): „Daß zwischen der Anlage des Nervensystems des Cyathozooids und dem Nervensystem der Ascidiozooide kein unmittelbarer Zusammenhang existiert". Es gelang erst Salensky (1892), die Nervenanlage der Primärascidiozooide als ektodermale Bildung, die in jedem der 4 Individuen gesondert entsteht, aufzufinden. Diese Beobachtung ist bisher von keinem Forscher nachgeprüft worden, auch nicht von Julin (1912) in seiner neuesten ausführlichen Arbeit.

Ich finde bei ihm über diesen Gegenstand nur die Bemerkung (S. 831/32): „En même temps s'est formée, très probablement aux dépens de l'ectoderme, l'ébauche du système nerveux central, vers l'extrémité proximale de la face superficielle."

Es lag darum wohl nahe, daß ich bei dem engen Zusammenhange, welche die Erörterungen über die Bildung des Stolos in den Primärascidiozooiden mit dieser Frage haben, versuchte, mir ein Bild über die erste Entstehung des „Nervenstranges" in den 4 Primärascidiozooiden zu machen. Leider muß ich gleich bekennen, daß ich zu voller Klarheit über die betreffenden Verhältnisse trotz des eifrigsten Bemühens nicht gekommen bin, und ich möchte Salensky unter Anerkennung der beigebrachten Gründe beipflichten, wenn er (S. 19) schreibt, daß die Frage nach der Entstehung des Nervensystems in den Primärascidiozooiden zu den schwierigsten in der vergleichenden Embryologie gezählt werden muß.

Salensky fand die erste Anlage des Nervensystems der Primärascidiozooide auf Querschnitten durch das Stadium F (der sanft eingeschnürten Ascidiozooidenkette), und zwar in Form einer stark verdickten Entodermeinstülpung, „deren Boden ungemein ausgewachsen ist, deren Oeffnung aber außerordentlich verkümmert erscheint" (S. 21).

Um nun die Entstehung des Nervensystems der Primärascidiozooide aus eigener Anschauung kennen zu lernen, untersuchte ich eine sehr große Anzahl der dem Stadium F ähnlichen (jüngere und ältere) Ascidiozooidketten und zwar in toto und auf Schnitten. Mit der Immersionslinse wurden die (ventralen) Oberflächen der aufgehellten und gefärbten Ketten aufs sorgfältigste nach einer Ektodermeinstülpung abgesucht, eine Methode, mit welcher ich sonst die difficilsten Bildungen dieser Art (z. B. in der Knospung, siehe oben) beobachten konnte. Ich glaubte viele Male am proximalen Rande eines Ascidiozooidsegments median eine solche „hellere Stelle", eine Einstülpungsöffnung, gefunden zu haben und zeichnete sie genau ein. Wenn ich aber die Querschnitte durch die betreffenden Stellen studierte, fand ich zwar Bilder, die mit den von Salensky Fig. 38 A—D gezeichneten zu vergleichen sind, aber nicht überzeugen können. Und weil ich nicht zu entscheiden vermag, ob z. B. der winzige Eindruck in der Epidermis, den ich an den betreffenden Stellen wiederholt beobachtete, wirklich eine „verkümmerte" Einstülpungsöffnung ist, bin ich auch weit entfernt zu behaupten, daß ich die gesonderte ektodermale Entstehung der Nervenanlage der Primärascidiozooide gesehen hätte. Und eben darum möchte ich auch die von Salensky gegebene Darstellung nicht in Zweifel ziehen.

Nur sei mir gestattet, auf eines noch aufmerksam zu machen.

Kowalevsky zeichnet in dem optischen Querschnitt (Fig. 37) durch den distalen Teil der zungenförmigen (schon oben S. 351 erwähnten) Keimscheibe ein Nervenrohr ein, obschon diese immerhin erheblich jünger als das Stadium F nach Salensky ist, denn man kann wenigstens noch 3—4 Zwischenstadien auffinden. Nach dem, was Salensky über das erste Auftreten der ektodermalen Einstülpung berichtet, könnte sich also in jenem Stadium (E nach Salensky) noch kein Nervenrohr finden. Ich hoffe aber beweisen zu können, daß thatsächlich die Nervenanlage auf jenem von Kowalevsky in Fig. 36 gezeichneten zungenförmigen Stadium vorhanden ist, sich also früher schon anlegen muß als Salensky es angiebt. Taf. XXXVIII, Fig. 5 stellt einen Querschnitt durch den distalen Teil einer solchen zungenförmigen Keimscheibe dar, wie Kowalevsky sie Fig. 36, Salensky als Stadium E, Taf. I abbildet.

Hier tritt median unter der Epidermis eine so scharf begrenzte, kompakte Zellgruppe aus den umgebenden Mesenchymzellen hervor, daß sie mit diesen schlechterdings nicht zu verwechseln ist. Die Betrachtung einer entsprechenden Keimscheibe von der ventralen, dem Dotter abgekehrten Seite mit stärkeren Systemen zeigt denn auch unzweifelhaft bereits 4 nahezu einander berührende, elliptische Zellkomplexe, die nicht anders als die Nervenanlagen der künftigen 4 Primärascidiozooide — die Keimscheibe selbst erscheint noch durchaus ungeteilt — gedeutet werden können. Man könnte, wenn nicht die thatsächlichen Feststellungen Salenskys vorlägen, angesichts dieses frühzeitigen Auftretens solcher elliptischer Nervenplatten versucht sein, diese in genetischen Zusammenhang mit dem zentralen Mesodermstrange der jüngeren Keimscheibe zu bringen.

Auf dem Stadium F nach Salensky läßt sich bereits die nächste Entwickelungsstufe der Nervenanlagen, die von Salensky völlig übersehen wurde, konstatieren. Die elliptischen Zellkomplexe wachsen rasch distal zu in einen Zellfaden aus, der sich mit seiner letzten Zelle meist direkt an die nächstfolgende Zellgruppe anlegt, es ist natürlich der „Nervenfortsatz" (Taf. XXXVI, Fig. 11). Fast gleichzeitig oder unmittelbar darauf wachsen am proximalen Ende jederseits zwei stärkere Zellstreifen, die beiden „Seitennervenröhren" (Taf. XXXVI, Fig. 11),

wie ein paar Hörner aus. Dadurch erhält die Nervenanlage, von der Fläche betrachtet, ein dreieckiges Aussehen, das sich auch in allen folgenden Stadien natürlich noch beobachten läßt. Die Querschnitte Taf. XXXVIII, Fig. 6 und 7 deuten diese Verhältnisse wenigstens an. In Fig. 6 erscheint die Nervenanlage als ein kompakter Zellkomplex, es ist das spätere Ganglion; in Fig. 7 ist der Zellfaden, nämlich der bereits vorhandene „Nervenfortsatz", mit einer Zelle getroffen.

Auf die weiteren Schicksale der Nervenanlage einzugehen, erübrigt sich. Nur Fig. 56 bis 56 D bei Salensky sei in diesem Zusammenhange noch herausgegriffen. Diese Querschnitte durch das Stadium G bis H entsprechen den von mir Taf. XXXIX, Fig. 4—7 gezeichneten. Hier ist Salensky der Irrtum unterlaufen, daß er die ringförmigen Querschnitte der „Seitennerven" des jungen Primärascidiozooids (vergl. Taf. XXXIX, Fig. 6 und 7 *nr*) für die Cloacalhöhle der Knospe gehalten hat. Diese meine Behauptung bedarf eigentlich kaum einer Begründung; denn Fig. 58 von Salensky beweist selbst die Richtigkeit. Auf diesem Querschnitt durch den proximalen Teil von Stadium J zeichnet Salensky ganz richtig das erstmalige Zusammenfließen der Peribranchialtaschen zur Cloake. Thatsächlich erreichen sich erst etwa auf dem Stadium H Salenskys die Peribranchialräume unmittelbar hinter dem Seitennervenring, und zwar nur auf kurze Entfernung, wie es Taf. XXXIX, Fig. 14 zeigt; das Zusammenfließen spielt sich etwa im Stadium J ab (vgl. Taf. XXXV, Fig. 5 und Taf. XXXVI, Fig. 12 und 13). Außerdem könnten Querschnitte durch die Cloake solche Bilder, wie sie Salensky in den irrigen Figuren (56 A bis D) zeichnet, nimmermehr geben; das ergiebt eine einfache Ueberlegung und Vergleichung einer entsprechenden Totoknospe (Taf. XXXVI, Fig. 11—13).

d) Zur Cloacalöffnung des Cyathozooids.

Zu den seit Kowalevsky (1875) strittigen Punkten gehört auch die Entstehung der Cloakenöffnung des Cyathozooids. Während Kowalevsky (S. 628) behauptete, sie sei nichts anderes, „als die zu einem Raume verschmolzenen Oeffnungen der Peribranchialröhren", lehrte Salensky, und Korotneff bestätigte (1906) diese Angaben, daß die Oeffnungen der Peribranchialröhren sich schließen und die cloacale Oeffnung eine selbständig entstandene Ektodermeinstülpung sei, in welche die beiden Peribranchialröhren später einmünden.

Ich hatte meine Beobachtungen unter Beigabe von Toto- und Schnittzeichnungen über diesen Gegenstand abgeschlossen, als Julin (1912) in seiner Arbeit ein völlig zutreffendes Urteil fällte, ohne allerdings Schnitte oder Totozeichnungen beizubringen, so daß mir wenigstens noch Gelegenheit gegeben wird, durch meine bildliche Darstellung Julins Worte zu illustrieren. Julin stellt zunächst mit Recht fest, daß die von Kowalevsky gemachte Beobachtung richtig ist, wonach die Oeffnungen der Peribranchialröhren nicht geschlossen werden, was Salensky und Korotneff bezweifelten, bestätigt aber andererseits wieder Salensky und Korotneff, wenn diese, allerdings aus dem eben genannten Grunde im anderen Sinne, behaupteten, daß die Cloacalöffnung aus einer selbständigen Ektodermeinstülpung und nicht aus dem Zusammenfließen der Peribranchialöffnungen hervorgehen.

Ich habe Taf. XL, Fig. 16—20 fünf aufeinander folgende Entwickelungsstadien der

cloacalen Oeffnung des Cyathozooids dargestellt, wie sie sich dem Auge bei Betrachtung mit stärkeren Vergrößerungen darbieten. Auf Taf. XXXIX, Fig. 19—26 und Taf. XL, Fig. 1—15 sind Querschnitte durch die cloacale Region dieser dargestellten Stadien wiedergegeben.

Der Ueberblick über die dargestellten Totobilder ergiebt zunächst, daß die Peribranchialöffnungen auf keinem Stadium geschlossen sind, und die Schnitte bestätigen dies. Ferner liest man beim Vergleich heraus, daß die Peribranchialöffnungen unter gleichzeitiger Verengerung sukzessive einander sich nähern. Dadurch wurde Kowalevsky ganz mit Recht auf das „Zusammenfließen" geführt. Die Schnitte Taf. XXXIX, Fig. 19—22 und 23—26 durch die Taf. XL, Fig. 16 u. 17 dargestellten Stadien (welche wie die anderen von außen nach innen angeordnet sind) zeigen übereinstimmend, wie die Oeffnungen, welche gewissermaßen noch durch das Ganglion getrennt erscheinen, sich distal vertiefen, bis sie unter die Epidermis treten, proximal dagegen völlig verstreichen. Der einzige Unterschied zwischen beiden Serien besteht nur darin, daß die Oeffnungen im Stadium Taf. XL, Fig. 17 sich vertieft und gleichzeitig verengt haben und näher aneinander gerückt sind. Auf dem Stadium Taf. XL, Fig. 18 tritt eine Neubildung auf, die nur auf Schnitten recht klar wird und von Kowalevsky, weil er auf diesem Stadium keine Schnitte durch die Region angefertigt hatte, übersehen wurde. Es ist eine unpaare Ektodermmulde direkt median und vor dem Ganglion (Taf. XL, Fig. 1, 2), welche die beiden wieder mehr genäherten seitlichen Peribranchialöffnungen aufnimmt. Diese unpaare Einsenkung des Ektoderms, die von den Forschern als Cloacaleinstülpung angesprochen wird, vertieft sich rasch (Taf. XL, Fig. 6—8, 11—12) auf den folgenden Stadien, und da die Oeffnungen der Peribranchialröhren weiterhin sich sehr stark nähern, erscheint die gesamte Bildung als eine zunächst noch weitere und mehr elliptische (Taf. XL, Fig. 19), schließlich (Taf. XL, Fig. 20) als feine kreisförmige Oeffnung.

Mir möchte es nach alledem scheinen, als ob wir doch mit Kowalevsky von einem Zusammenfließen der Peribranchialöffnungen sprechen dürften, freilich in dem Sinne, daß die definitive Vereinigung derselben schließlich durch eine selbständig auftretende unpaare und median vor dem Ganglion liegende Ektodermeinsenkung herbeigeführt wird.

5. Zur Entstehung des Verdauungstraktus in den Ascidiozooiden.

Von Seeliger (1889) und Bonnevie (1896) wurde die Entstehung des Verdauungstraktus in den „Sekundärknospen", von Salensky (1892) in den Primärascidiozooiden beschrieben. Die Meinungsverschiedenheiten bestehen darin, daß Seeliger den Enddarm als „blindsackförmige, nach links gerichtete Ausstülpung" aus dem schon gebildeten Darmabschnitte betrachtet, während nach den Beobachtungen von Salensky und Bonnevie einerseits der Enddarm und andererseits Oesophagus und Magen als gleichwertige, selbständige Bildungen aus der linken bezw. rechten Falte des primitiven Darmrohres hervorgehen sollen. Es würde zu untersuchen sein, ob die an sich ja nicht bedeutungsvollen Unterschiede in der Verschiedenheit von Primär- und Sekundärascidiozooiden begründet sind oder nur auf Beobachtungsfehlern beruhen.

Beschäftigen wir uns daher zuerst mit der Entstehung des Verdauungstraktus in den Primärascidiozooiden.

Die erste Anlage des Darmtraktus der Primärascidiozooide erscheint, wenn man so sagen darf, eigentlich schon im Cyathozooid (sobald die primitive Darmhöhle des Cyathozooids sich geschlossen hat), und zwar in Form der beiden lateralen, dem Dotter aufliegenden Zipfel des primitiven Darmrohres (vgl. Taf. XXXVIII, Fig. 5—7). Da das Cyathozooid als larvales Individuum ja keinen Darmtraktus entwickelt, gehen diese beiden Zipfel gestaltlich so gut wie nicht verändert durch alle Stadien der Keimscheibe hindurch. In der auf Taf. XXXVIII, Fig. 5—7 dargestellten jungen Ascidiozooidenkette wird natürlich zunächst an den Einschnürungsstellen diese Form zerstört (Taf. XXXVIII, Fig. 8), und nur im mittleren Knospenabschnitt tritt insofern eine Weiterentwickelung ein, als durch das Wachstum der Peribranchialtaschen die laterale Wand des Darmrohres nach innen gedrängt wird (Taf. XXXVIII, Fig. 10), wodurch die „Darmschleifen", wie Salensky sagt, nicht nur schärfer hervortreten, sondern auch dorsal zu verlagert werden, wo sie nun auch bei Totobetrachtung als zwei blindsackförmige Ausstülpungen des primitiven Darmrohres hervortreten. Nachdem nun merkwürdigerweise ein Stadium sich einschaltet, wo die Einstülpung kaum hervortritt (Taf. XXXIX, Fig. 4—7, Salensky fand genau dasselbe im Stadium G bis H, Fig. 56—56 D), hebt auf dem folgenden bereits die Entstehung des Darmtraktus an (Taf. XXXVIII, Fig. 12—14; Taf. XXXIX, Fig. 1—3). Verfolgt man die Querschnitte distal-proximalwärts, so erscheinen in Fig. 14, Taf. XXXVIII die beiden Darmschleifen ziemlich symmetrisch. Fünf Schnitte proximalwärts (Taf. XXXIX, Fig. 1) hat sich der Verbindungsspalt der linken Tasche gegenüber dem rechten verengert; weitere 3 Schnitte proximalwärts (Fig. 2) ist er geschlossen, auf dem übernächsten ist die Kommunikation mit der Kiemendarmhöhle unterbrochen, die linke Tasche des zukünftigen Enddarmes hat sich abgeschnürt und erreicht unmittelbar darauf ihr Ende. Die rechte Falte dagegen öffnet sich proximalwärts unter gleichzeitiger Abflachung immer breiter und verstreicht schließlich (es ist der künftige Magen und Oesophagus).

Die weitere Entwickelung zeigen die Querschnitte Taf. XXXIX, Fig. 9—15. Im Gegensatz zum vorigen Stadium sind die beiden Darmschleifen (Fig. 10) distal vom Kiemendarm abgeschlossen, während sie wieder untereinander kommunizieren. Der Verschluß besteht auch noch 2 Schnitte proximalwärts (Fig. 11), aber die linke Schleife steht nicht mehr in Verbindung mit der rechten. Wiederum zwei Schnitte weiter (Fig. 12) erscheinen beide Taschen getrennt, schließlich (Fig. 13) öffnet sich die rechte in den Kiemendarm und streicht noch weiter proximal zu aus (Fig. 14, 15).

Es wird nun nicht schwer sein, auf Grund beider Schnittserien sich ein klares Bild über die Entstehung des Darmtraktus zu machen. Wir sehen, wie Salensky angab, den Enddarm thatsächlich aus der linken primitiven Darmschleife selbständig entstehen, und zwar dadurch, daß die Ränder der linken Darmschleife verlöten (Taf. XXXIX, Fig. 2), aber nicht auf der ganzen Strecke (distal-proximal), sondern nur proximal, also am After des späteren Enddarmes. Distal dagegen bleiben die Schleifen (Enddarm und Magen) sowohl untereinander als auch mit dem Kiemendarm zunächst in Kommunikation. Dies alles geschieht, bevor der Magen aus der rechten Falte hervorgeht. Dieser entsteht nicht einfach durch Verschluß der rechten Darmfalte, sondern vielmehr, indem distal (Fig. 10 und 11, Taf. XXXIX) durch Verlöten der Einstülpungsränder der Darmschleifen beide Falten gleichzeitig als herzförmiges Divertikel (im Querschnitt) vom Kiemendarm abgeschnürt

werden. Weil aber während dieses Verschlusses die frühere Kommunikation zwischen rechter und linker Tasche distal erhalten bleibt — der Schluß der linken erfolgt nur proximal — steht auch der Enddarm mit dem Magen von Anfang an in Verbindung oder erscheint dann allerdings als „blindsackförmige Ausstülpung" der einheitlichen Darmanlage, wie Seeliger meint. Natürlich wird der proximale Teil der rechten Falte, welcher klaffend bleibt und in den Kiemendarm verstreicht, zum Oesophagus.

Salensky hatte auf Stadium H (welches zwischen den beiden von mir citierten Stadien liegt) die Entstehung des Enddarmes richtig beobachtet (Fig. 65 C—E). Zur Illustration der weiteren Entwickelung verweist er aber im Text sonderbarerweise auf Stadium K (Fig. 57) und nicht auf das anschließende Stadium J (Fig. 58), welches meines Erachtens (in Fig. 58 A und B) als jüngeres viel geeigneter ist.

Wie Bonnevie zu ihrer korrekten Schlußfolgerung über die Entstehung des Verdauungstraktus kommt, ist mir nicht recht ersichtlich, da auf den Stadien, denen sie die im Text citierten Schnitte (Fig. 32—37) entnommen hat, der Darmtraktus längst entwickelt vorliegt. Ueber das erste Auftreten der Darmanlage können diese frontalen Schnitte jedenfalls nichts aussagen.

Wenn wir nunmehr auch in den „Sekundärknospen" von *P. giganteum* das erste Auftreten der „Darmschleifen" konstatieren wollen, müssen wir gleichfalls sehr weit zurückgreifen. Schon im sehr jungen Stolo (Taf. XXXVII, Fig. 5) haben wir in den dorsal gerichteten Zipfeln des Entodermrohres dieselben vor uns. Sie treten somit sogar eher auf als die primitiven Endostylfalten. Auf den späteren Stadien (Taf. XXXVII, Fig. 6, 8, 9) finden wir die dorsalen Divertikel bedeutend weiter entwickelt wieder, nachdem die Seitenwände des Entodermrohres von den Peribranchialröhren nach innen gedrängt worden sind. In Fig. 1, Taf. XXXVIII sehen wir die seitlichen Kiemendarmwände bereits so weit eingefaltet, daß sie sich berühren. Dadurch sind die beiden Darmdivertikel vom Kiemendarm abgeschlossen. Distalwärts (Taf. XXXVII, Fig. 11) erscheinen auf dem Querschnitt zwei vollständig getrennte Räume, dorsal die Anlage des Darmtraktus, ventral der Distalabschnitt des Kiemendarmes.

Auf dem Taf. XXXVI, Fig. 8 gezeichneten Stadium ist der Verdauungstraktus in seiner primitiven Anlage bereits vorhanden, und zwar, wie besonders der optische Längsschnitt bei der Totobetrachtung erkennen läßt, wieder in Form der beiden nach hinten-oben gerichteten symmetrischen Divertikel des Kiemendarmes. Die Querschnitte (Taf. XXXVII, Fig. 11 und Taf. XXXVIII, Fig. 1—2) durch diese Anlage zeigen aber beim Vergleich mit den entsprechenden Stadien in Primärknospen (Taf. XXXVIII, Fig. 14; Taf. XXXIX, Fig. 1—3 und 10—15) bemerkenswerte Unterschiede. In den Primärknospen vollzieht sich proximal die Abschnürung des Enddarmes aus der linken „Darmschleife", während der distale Teil derselben und die rechte in ihrer ganzen Länge mit dem Kiemendarm in offener Verbindung stehen. Erst später (Taf. XXXIX, Fig. 10 und 11) erfolgt durch den distalen Verschluß beider Divertikel die Bildung des Magens. Hier in den Sekundärknospen sehen wir dagegen die gesamte Darmanlage ventral in ganzer Länge vom Kiemendarm bereits abgeschnürt (durch eine von hinten-unten und von den Seiten kommende Einfaltung), bevor die Abschnürung des Enddarmes stattgefunden hat; denn die beiden Divertikel erscheinen auf allen Querschnitten vollkommen symmetrisch, ein Zusammenneigen oder Verlöten von Teilen der Wände wie in den Primärknospen (vgl. Taf. XXXIX, Fig. 1—3, 11, 12) läßt sich auf diesem Stadium nirgends konstatieren. Fig. 1,

Taf. XXXVIII stellt den am weitesten proximal durch die Anlage geführten Schnitt dar; auf dem proximal folgenden öffnet sich die bis dahin ventral geschlossene Darmanlage in dem Kiemendarm und erreicht gleichzeitig ihr Ende. Es ist also auch der Oesophagus noch nicht vorhanden. So repräsentiert die Gesamtanlage des Verdauungstraktus in den Sekundärknospen auf diesem Stadium etwa die Ausbildungsweise des distalen Teils derselben in etwas älteren Primärknospen (vgl. Taf. XXXIX, Fig. 10).

Die weitere Entwickelung von Enddarm und Magen verläuft nunmehr wie in den Primärascidiozooiden, indem durch Verlöten der Wände des proximalen Teils der linken Darmschleife der Enddarm entsteht, während der Magen eigentlich schon eher, bereits durch den Verschluß der beiden Divertikel gebildet erscheint. Zu diesen weiteren Stadien bildet Seeliger in Fig. 59 bis 63 einige Querschnitte ab, von denen besonders Fig. 61 die beginnende Bildung des Enddarms durch Zusammenneigen der proximalen Wände des linken Divertikels erkennen läßt. Der zugehörige Text (S. 23, 24) zeigt aber, daß Seeliger, wie schon Salensky behauptete, diese völlig einwandfreien Schnittbilder, welche allerdings nicht den frühesten Zustand der Darmanlage darstellen, falsch gedeutet hat.

Bei *P. Agassizi* verläuft die Entwickelung des Verdauungstraktus immerhin abweichend. Wenn man die Querschnitte Taf. XXXIV, Fig. 4—12 überblickt, wird man in keinem jene bei *P. giganteum* (Taf. XXXVII, Fig. 6—8) auftretenden dorsalen Divertikel des Kiemendarmes vorfinden. Vielmehr erscheint die Dorsalwand des Entodermrohres in den jüngeren Stadien (Taf. XXXIV, Fig. 6—9) auf dem Querschnitt dorsal sogar median zugespitzt, ist in Wirklichkeit also gekielt, auf den späteren dagegen flacht sich im mittleren Knospenabschnitt die Dorsalwand fast eben ab (Taf. XXXIV, Fig. 11, 13). Gleichzeitig tritt hier eine linke Einfaltung auf, die ohne Kenntnis der folgenden Stadien völlig rätselhaft bleiben müßte. Auf den Querschnitten durch den hinteren Teil der in Fig. 6, Taf. XXXIII dargestellten Knospe (Taf. XXXIV, Fig. 14) erscheint dieselbe linke Falte an der dorsalen Wand etwas vertieft. Einige Schnitte proximal (Fig. 15) hat sich daraus ein kurzes Rohr abgeschnürt. Der Vergleich mit den Taf. XXXV, Fig. 1—3 dargestellten Querschnitten durch ein Stadium (Taf. XXXIII, Fig. 7), auf welchem der Darmtraktus entwickelt ist, läßt keinen Zweifel darüber, daß es sich in jenem linken Rohr um den Enddarm handelt. Wir sehen also in den Sekundärknospen von *P. Agassizi* wieder (wie in den Primärascidiozooiden von *P. giganteum*) zuerst den Enddarm sich abschnüren, bevor der Magen sich bildet. Die Abschnürung geschieht durchaus asymmetrisch, nur auf der linken Seite, eine entsprechende rechte Falte fehlt zur Zeit ganz; vielmehr steht der übrige rechte Teil der Dorsalwand des Kiemendarmes, aus welcher der Magen und Oesophagus entsteht, in ganzer Breite mit der Kiemendarmhöhle in Verbindung. Der Magen geht nun aus diesem rechten Teil dadurch hervor, daß die linke obere Seitenwand (unterhalb des Enddarms) gegen das Innere zu vordringt (vergl. Taf. XXXV, Fig. 3) und daß besonders von der distalen Ventralseite (in den Querschnitten nicht hervortretend) eine Einfaltung anhebt, welche den distalen Teil des Magens und die Kommunikation desselben mit dem Enddarm vom Kiemendarm absetzt.

Faßt man also zusammen, so ergiebt sich, daß in allen Fällen, in Primär- und Sekundärknospen, die Entstehung des Darmtraktus insofern einheitlich erfolgt, als aus der linken Darmschleife der Enddarm, aus der rechten Magen und Oesophagus selb-

ständig hervorgehen. Freilich scheint das zeitliche Verhältnis der Entstehung dieses oder jenes Teiles in Primär- und Sekundärknospen derselben Form *(P. giganteum)* und auch im Vergleich zu anderen Arten verschieden zu sein. In den Primärknospen von *P. giganteum* entsteht der Enddarm, bevor der Magen sich bildet, ebenso in den Sekundärknospen von *P. Agassizi*; in den Sekundärknospen von *P. giganteum* dagegen verläuft die Bildung umgekehrt. Während dort (in den Primärknospen von *P. giganteum* und in den sekundären von *P. Agassizi*) erst die linke Darmschleife proximal verlötet und hernach die von hinten-unten und von den Seiten fortschreitende Einfaltung die Divertikel schließt und vom Kiemendarm absetzt, erfolgen hier in den Sekundärknospen von *P. giganteum* umgekehrt erst die letztgenannten Einfaltungen und danach die Verlötungen im linken Divertikel.

II. Systematischer Teil.

Einleitung[1]).

Unsere Kenntnis der Pyrosomenfamilie reicht bis zum Jahre 1804 zurück, wo PÉRON sein *P. „atlanticum"* beschrieb. 1813 wurde durch LESUEUR eine neue Form unter dem Namen *P. elegans* und 2 Jahre später eine dritte, nämlich *P. giganteum*, durch diesen Forscher bekannt. Schon SEELIGER (1895) war der Meinung, daß das später fort und fort in der Litteratur (z. B. von VOGT 1848, BONNEVIE 1896) genannte *P. elegans* hypothetisch sei. Ich selbst erörterte (1909) diese Frage und kam aus mehrfachen Gründen zu demselben Schluß (siehe unten). Diese beiden Arten, *P. atlanticum* und *P. giganteum*, blieben über ein halbes Jahrhundert die einzigen bekannten Pyrosomenformen, obschon natürlich die Fundorte aus dem Atlantik durch BENNET, MEYEN, HUXLEY u. a. sich vermehrten, und gleichzeitig auch durch VOGT, KEFERSTEIN und EHLERS, PANCERI u. a. Pyrosomen aus dem Mittelmeere bekannt wurden.

Eine neue Art, *P. spinosum* — wahrscheinlich dieselbe, welche PERRIER von der „Talisman"-Fahrt (1886) schon unter dem Namen *P. excelsior* beschrieben hatte — fand HERDMAN (1888) im Material des „Challenger" aus dem Atlantik. Die Plankton-Expedition konnte zwar *P. spinosum* nicht auffinden, erbeutete aber außer *P. giganteum* und *P. atlanticum* als neue Arten *P. abernosum* und das von SEELIGER, dem Bearbeiter, selbst als zweifelhaft angegebene *P. minimum*. Schließlich wurde durch die Fahrt des „Albatross" im tropischen Pacifik vom August 1899 bis März 1900 die Zahl der bekannten Arten um eine weitere Form, um *P. Agassizi*, vermehrt, welche von RITTER und BYXBEE (1905) beschrieben wurde[2])[3]). Das von BONNIER und PEREZ (1902) aus dem Indischen Ocean beschriebene *P. indicum* ist, wie unten noch erörtert werden soll, nichts anderes als *P. spinosum*.

1) Ausführliche geschichtliche Darstellungen der Pyrosomenfamilie wurden bereits von SEELIGER (1895) und im BRONN, III. Suppl., gegeben, wenn wir von den älteren HUXLEY's (1861) und HERDMAN's (1888) absehen.

2) Diese Form wurde von der „Valdivia" an 14 Stationen in 25 Stücken erbeutet und zwar natürlich früher (vom August 1898 bis April 1899) als vom „Albatross". Da die Publikation durch RITTER und BYXBEE jedoch eher erfolgte als mir das Pyrosomenmaterial von Rostock zuging, müssen wir diese Art als bekannt mitzählen.

3) Während der Drucklegung ist inzwischen die Bearbeitung des Pyrosomenmaterials der Reisen des Fürsten VON MONACO erschienen (Krüger 1912), woraus hervorgeht, daß *P. Agassizi* in den Jahren 1895—1910 wiederholt im Atlantischen Ocean auf den verschiedenen Expeditionen des Fürsten erbeutet wurde.

Somit waren — wenn wir von *P. minimum* und *P. indicum* absehen — im ganzen 5 Arten, *P. atlanticum, giganteum, spinosum, aherniosum* und *Agassizi* bekannt, als mir (1907) das Pyrosomenmaterial zur Bearbeitung übergeben wurde.

Die Pyrosomenausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition muß, was die Anzahl der gefangenen Arten anlangt, als recht reich bezeichnet werden; denn die „Valdivia" fing von den 5 bekannten Arten alle und dazu 3 neue Formen.

(Hätte die Durchsicht des Materials vorgenommen werden können, ehe das vom „Albatross" später erbeutete *P. Agassizi* durch Ritter und Byxbee (1905) beschrieben worden war, so wären es 4 bekannte und 4 neue Arten.)

Es sind:

1. *P. atlanticum* Péron [1]),
2. *P. giganteum* Lesueur,
3. *P. spinosum* Herdman,
4. *P. aherniosum* Seeliger,
5. *P. Agassizi*, Ritter und Byxbee, und dazu die 3 neuen Species:
6. *P. verticillatum* n. sp.,
7. *P. operculatum* n. sp.,
8. *P. triangulum* n. sp.

Uebersicht über die Pyrosomenarten.

Die systematische Stellung der Pyrosomen ist von berufener Seite bereits so oft diskutiert worden, daß es schwer halten dürfte, Neues zu diesem Thema hinzuzufügen. Morphologische und ontogenetische Beziehungen und darauf gegründete phylogenetische Deduktionen bestimmen auch hier die Stellung, welche der einzelne Forscher der Pyrosomengruppe innerhalb des Tunicatengeschlechtes zuweist. Während die einen (Claus 1882, Uljanin 1884, Lahille 1887, Herdman 1888, 1891, Ritter 1905, Jaekel 1911 u. a.) mit Lesueur (1815) und Savigny (1816) die Pyrosomen zu den Ascidien stellen, rechnen die anderen, z. B. Bronn (1862), Grobben (1882 und 1908), Seeliger (1885, 1895 und Bronn, III. Suppl.), Brooks (1893), Salensky (1895), Garstang (1895), Sluiter (1895) die Pyrosomen mit den Dolioliden und Salpen zusammen zu den Thaliaceen. Ich folgte in Bronn dieser letzteren Auffassung, der sich auch neuerdings Ihle (1910) anschloß, und bezeichnete die Pyrosomen als „Synthaliaceen".

Natürlich entsprechen auch die Bezeichnungen, welche die Forscher der Pyrosomengruppe verleihen, der einen oder anderen Ansicht, wie nur einige wenige Beispiele andeuten mögen.

So nannte Savigny die Pyrosomen (1816) Ascidiae luciae, Bronn (1862) Nectascidier, Gegenbaur (1872) Luciae, Balfour (1881) Natantia, Claus (1882) Ascidiae salpaeformes, ebenso Herdman (1888); Damas (1904) Polyprostigmata, Jackel (1911) Centrascidier.

Es ist selbstverständlich hier nicht der Ort, auf diese Systeme einzugehen. Nur auf die in den vorhergehenden Kapiteln mitgeteilten Thatsachen, welche zu der Frage nach der systematischen Stellung der Pyrosomen in Beziehung stehen, sei in diesem Zusammenhange noch hingewiesen; nämlich einmal auf die Beziehungen zwischen geschlechtlicher und un-

1) Vergl. dasselbe unten.

geschlechtlicher Fortpflanzung (S. 308 ff.) und sodann auf die Entstehung des Stolo prolifer (S. 323 ff.). Wenn hinsichtlich des ersteren Punktes die Pyrosomen gewissermaßen als Vermittler zwischen Synascidien einerseits und Dolioliden und Salpen andererseits auftreten, so scheinen die Thatsachen über die Zugehörigkeit der Stolostränge zu einem der 3 Keimblätter, wie überhaupt die gesamte Zusammensetzung und Entwickelung des Stolo prolifer die Pyrosomen den Salpen zu nähern[1]). Aus jenen mitgeteilten Beobachtungen weitergehende Schlüsse über die Phylogenie der 3 Thaliaceengruppen und über deren phylogenetisches Verhältnis zu den übrigen Tunicaten zu ziehen, möchte ich Berufeneren überlassen.

Was nun die Einteilungsgründe für die Klassifizierung innerhalb der Pyrosomenfamilie anlangt, so ist ja bekannt, daß Savigny die Anordnung der Ascidiozooide im Stock zum Einteilungsprinzip machte und die 3 damals bekannten Arten in *Pyrosomata verticillata (P. elegans)* und *Pyrosomata paniculata (P. giganteum* und *atlanticum)* auseinanderlegte. In dieser Unterscheidung in solche Pyrosomenstöcke mit regelmäßig übereinander liegenden Ringen oder Etagen und in solche mit völlig unregelmäßiger (wirrer) Anordnung der Ascidiozooide ist Herdman (1888) Savigny gefolgt. Seeliger (1895) entgegnet, daß von Savigny und Herdman hier eine Eigentümlichkeit des Stockes zum obersten Einteilungsprinzip erhoben worden sei, „die in verschiedenen Altersperioden an ein und derselben Kolonie auftritt".

Seeligers Einwand mußte so lange völlig begründet erscheinen, als nicht eine Pyrosomenform gefunden war, welche auch im höheren Alter die Anordnung der Ascidiozooide in regelmäßigen Ringen oder Etagen bewahrt; denn einmal hat sich herausgestellt (Seeliger 1895, Neumann 1909), daß *P. elegans* Savigny, welches diese Eigentümlichkeit haben sollte, hypothetisch ist, und sodann zeigen tatsächlich die jungen Stöcke aller Arten — ob auch *P. Agassizi* und *spinosum*, muß die Zukunft lehren — jene charakteristische Anordnung in getrennten Ringen, wenn sie auch bei verschiedenen Species mehr oder weniger lange beibehalten wird (vergl. oben S. 301). Allein die von der „Valdivia" zuerst erbeutete Art *P. verticillatum* dürfte, wie ich oben (S. 295/96) schon nachzuweisen versuchte, jenen Jugendzustand in der Knospenanordnung auch in späteren Stadien der Stockbildung festhalten (vergl. auch unten), so daß wir in dieser Form ein *Pyrosoma „verticillatum"* im Sinne Savignys vor uns hätten.

Wenn ich daraufhin auch von zwei Modalitäten der Ascidiozooidanordnung im Stock, von der staffelförmigen und ringförmigen sprach, so möchte ich doch andererseits diesen Unterschied nicht zu einem Einteilungsgrund erheben; denn es wäre ja immerhin möglich, daß bei *P. verticillatum* in hohem Stockalter, also in größeren Kolonien — die größte der „Valdivia" ist 3 cm lang — jene staffelförmige Anordnung Platz griffe. Und ferner könnte eingewendet werden, daß die ringförmige Anordnung bei *P. verticillatum* (wie bei allen anderen jungen Stöcken) ja auch gleichzeitig eine staffelförmige ist, insofern als, wie oben ja ausführlich erörtert wurde, bei der Stockbildung normalerweise jedes folgende Tier sich gesetzmäßig über dem Zwischenraume zwischen zwei älteren Tieren festsetzt.

Wenn Seeliger in seiner Kritik der von Herdman zur weiteren Artentrennung benutzten

1) Die allgemeinen Bemerkungen S. 339 waren schon gedruckt, als mir leider verspätet die Arbeit von Bruchlos (1910) über die Stoloentwickelung der Salpen bekannt wurde. Darin werden die Befunde Seeligers (1888) (mesodermale Herkunft des Nervensystems und der Peribranchialröhren) im Gegensatz zu Brooks (1893) und Korotneff (1894) durchaus bestätigt und die Existenz eines Pericardialstranges (Korotneff) verneint. Danach allerdings dürfte von einer Aehnlichkeit hinsichtlich der Herkunft der Stolosträngе bei Pyrosomen und Salpen nicht mehr gesprochen werden.

Merkmale (Größe, Form und Beschaffenheit der Mantelfortsätze) hinsichtlich der Stockform hervorhebt, „daß die Form des Stockes einer Art recht weitgehenden Verschiedenheiten unterliegen kann und es nicht angeht, Arten darauf zu gründen, daß die eine Kolonie cylindrisch, die andere konisch ist", so hat er damit sicher recht. Freilich darf damit nicht gesagt sein, daß die Stockform als Erkennungsmittel gar nicht zu brauchen oder doch nur von untergeordneter Bedeutung sei. Jeder, der mit verschiedenen Pyrosomenstöckchen schon zu thun hatte, wird wissen, daß es nur einiger Erfahrung bedarf, um verschiedene Kolonien an ihrem „Habitus" oder ihrer „Wuchsform" mit bloßem Auge zu erkennen und von anderen zu unterscheiden. Dies gilt z. B. sicher für die Stöckchen von *P. aherniosum*, die zufolge der Eigentümlichkeit, daß sich jüngere Etagen zwischen älteren einschieben (vergl. oben S. 301), meist ein ganz charakteristisches Aussehen haben. Ferner sind die etwa 10—15 cm langen und dabei besonders schlanken, weichen Kolonien von *P. Agassizi* sofort von allen übrigen zu unterscheiden. Die einzige Kolonie von *P. operculatum*, welche das Material der Deutschen Tiefsee-Expedition enthält, hatte in ihrer muffartigen, beiderseits stark abgestumpften Form beim ersten Anblick für mich auch etwas durchaus Eigentümliches und sofort Auffallendes. Endlich die typisch eiförmigen, glatten Stöckchen von *P. verticillatum* werden, soviel jetzt sich sagen läßt, von keiner anderen Art kopiert.

Freilich muß auch hinzugefügt werden, daß uns, wie das letzte Beispiel schon lehrt, außer der Form vornehmlich die Beschaffenheit der Stockoberfläche bei der Erkennung leitet. Eine mittlere, 10—15 cm lange Kolonie von *P. giganteum* wird von einer solchen von *P. atlanticum* sofort an den langen Schlundrohren zu unterscheiden sein (Genaueres siehe unten). Aber alles das reicht allein natürlich nicht aus, um Arten zu trennen, sondern man wird es in dieser Beziehung mit Seeliger halten, wenn er sagt: „Es ist vielmehr einzig und allein der Bau der einzelnen Ascidiozooide, auf den die Aufstellung einer Art gegründet werden darf."

Als besonders bedeutungsvoll für die Gruppierung der Arten erachtet Seeliger unter diesem Gesichtspunkte die Beschaffenheit und Lage der Geschlechtsorgane. Er konnte danach die ihm aus eigener Anschauung bekannten Arten (*P. giganteum, atlanticum* und *aherniosum*) in zwei Gruppen trennen, in eine solche, bei welcher der Hoden „in einer besonderen bruchsackartigen Ausstülpung der primären Leibeshöhle liegt" (*P. giganteum, atlanticum*), und in eine, bei der diese Ausstülpung (bei *P. aherniosum*) fehlt. Wenn er nun feststellte, daß bei den Ascidiozooiden der ersteren Gruppe das sich entwickelnde Ei in den unpaaren Cloakenraum gelangt und die Geschlechtsreife der Ascidiozooide erst im hohen Stockalter eintritt (wenn die Kolonie sich aus vielen hundert Einzeltieren zusammensetzt), während in der zweiten Gruppe der Embryo sich im rechten Peribranchialraum entwickelt und die Geschlechtsorgane schon in kleinen, mehrreihigen Stöckchen reifen, so fällt diese Einteilung mit dem von mir oben ausführlich erörterten Verhalten der männlichen und weiblichen Vorreife (Protandrie und Protogynie) zusammen. Von den inzwischen neu hinzugekommenen Arten würde dann *P. triangulum* (wegen des Bruchsackes) zu der ersteren Gruppe zu zählen sein (Embryonen sind noch nicht beobachtet), *P. verticillatum* hingegen der zweiten Gruppe angehören, denn die Ausstülpung fehlt bei ihm, der Embryo reift im rechten Peribranchialraum, und die (weibliche) Geschlechtsreife tritt sehr früh ein. *P. operculatum* folgt aber dieser Regel nicht, denn der Hoden liegt zwar in einer Hervorbuchtung des Körpers, und der Embryo macht seine Entwickelung nicht im rechten Peribranchialraum, sondern in der Cloake durch, aber die Art ist sicher weiblich vorreif.

Es dürfte übrigens, wie ich in BRONN, III, Suppl. II (S. 113) schon hervorhob, nicht so sehr die Lage der Geschlechtsorgane (im besonderen natürlich die des Ovars), als vielmehr die Geräumigkeit der Cloake dafür bestimmend sein, ob der Embryo in den rechten Peribranchialraum oder in die Cloacalhöhle gelangt. Bei *P. giganteum*, *atlanticum* und *operculatum* ist die letztere verhältnismäßig groß und lang ausgezogen, und die Geschlechtsorgane erscheinen (vielleicht weil der gesamte Distalabschnitt des Ascidiozooids größer ist) weiter nach hinten gerückt. Bei *P. aherniosum* und ganz besonders bei *P. verticillatum* aber ist die Cloake sehr kurz, so daß sich mindestens bei den Ascidiozooiden der letzteren Art ein Embryo hier gar nicht festklemmen könnte.

Wie es in dieser Hinsicht mit *P. Agassizi* steht, wissen wir nicht, weil noch keine Ascidiozooide mit Geschlechtsorganen gefunden worden sind. Bei den entwickelten Ascidiozooiden von *P. spinosum* buchtet der mäßige Hoden die ventrale Leibeswand ebenfalls vor; die Art ist sicher auch protandrisch, wo aber der Embryo zur Entwickelung gelangt, ist unbekannt; wir dürfen jedoch vermuten, daß es in der Cloake geschieht.

Zu dem Vorstehenden sei mir nur noch die Bemerkung gestattet, daß SEELIGER's Worte von „einer besonderen bruchsackartigen Ausstülpung der primären Leibeshöhle" jedenfalls nicht so verstanden werden dürfen, als ob schon während der Ontogenese (in der jungen Knospe) ein solcher Bruchsack angelegt würde, in welchen dann der Hoden hineinrücke. Die Entwickelung der Knospen und jungen Ascidiozooide, die ja von SEELIGER selbst bei *P. giganteum* studiert wurde, zeigt, daß auch die hintere Ventralfläche so lange eben verläuft, bis der sich entwickelnde Hoden eben bei gewissen Arten die distale Bauchwand buckelförmig hervorwölbt (vergl. Taf. XXXVI). Wenn nun auch zweifellos die von SEELIGER zuerst betonten und von mir unten ausführlich erörterten Geschlechtsverhältnisse (in Verbindung mit der Lage des Hodens) eine Gruppierung der Pyrosomenarten ergeben, so stellt sich doch beim vergleichend-morphologischen Studium der uns zur Zeit bekannten Pyrosomenformen sofort eine andere scharfe Zweiteilung heraus, welche auf einer ganzen Anzahl tiefgreifender morphologischer Unterscheidungsmerkmale beruht.

In die eine Gruppe gehören *P. atlanticum, giganteum, triangulum, operculatum, aherniosum, verticillatum;* in die andere nur *P. Agassizi* und *spinosum.*

Stellen wir im folgenden einige Unterscheidungsmerkmale zusammen (vergl. dazu Taf. XLI, Fig. 8 u. Taf. XLII, Fig. 1).

An erster Stelle wäre hervorzuheben, daß sich, wie schon ausgeführt wurde, *P. Agassizi* und *spinosum* bei der Stockbildung insofern anders als die übrigen Arten verhalten, als ihre Knospen nicht wandern. Beide Arten dürften ferner, soviel uns bekannt ist, die größten Stöcke bilden. Es sind auch die einzigen Arten, bei denen die Mantelfortsätze ventral und nicht dorsal vor der Mundöffnung stehen. Der auffälligste morphologische Unterschied der Einzeltiere ist der, daß der Cloakenmuskel nicht auf der Cloake selbst, sondern mitten über dem Peribranchialraume, bezw. Kiemendarme liegt. Damit stehen interessante Eigentümlichkeiten in der Topographie des peripheren Nervensystems im Zusammenhange, welche erst unten genauer vergleichend erörtert werden sollen. Beiden Formen ist ein „ventrales und dorsolaterales" Muskelsystem eigen, welches den übrigen Arten völlig fehlt. Dabei stellt, was wieder bei keiner anderen Pyrosomenform vorkommt,

der Sphincter der Cloacalöffnung keinen geschlossenen Muskelring dar, und der Mundsphincter erscheint in eine Anzahl feiner zirkulärer Muskelfäden aufgelöst. Die Flimmerbänder laufen bei beiden Arten nicht in der Flimmergrube des Ganglions zusammen, sondern vereinigen sich erst hinter diesem auf der Dorsalseite; wo ihre Vereinigung geschieht, entspringt der erste Rückenzapfen. Die Mundöffnung besitzt nicht nur den „Ventraltentakel", sondern erscheint von einer ganzen Anzahl kleinerer Mundtentakeln umstellt. In der Form des Verdauungstraktus und in der Lage der Geschlechtsorgane weichen diese beiden Formen von sämtlichen anderen ab, ebenso in der Zahl und Lage der Mantelgefäße; denn während die Ascidiozooide aller übrigen Arten nur ein Mantelgefäß entwickeln, welches an der hinteren Dorsalseite zwischen Cloacalmuskel und Darmtraktus entspringt, besitzen die Ascidiozooide von *P. Agassizi* (und wahrscheinlich auch von *P. spinosum*) zwei Mantelgefäße, welche am Dorsalende des Cloakenmuskels, also an den Flanken des Körpers entspringen. Schließlich besitzen sie nicht nur die zwei Leuchtorgane zu beiden Seiten der Mundöffnung, sondern auch noch ein zweites Paar ventral von der Cloakenöffnung. Das blutbildende Organ liegt nicht an der Dorsalseite, sondern am Darmtraktus. Die Cloakenöffnung ist durch einen dorsalen zipfelförmigen Anhang ausgezeichnet, der sämtlichen anderen Arten fehlt. Schließlich weist auch der histologische Bau des Ganglions, des Darmtraktus und des Endostyls Verschiedenheiten gegenüber anderen Arten auf. Daß sich auch eine ganze Reihe feinerer Unterschiede in der Ontogenese finden, wurde im zweiten Teile schon ausgeführt.

Alle diesen beiden Arten gemeinsamen Unterschiede rücken *P. Agassizi* und *spinosum* einerseits von sämtlichen anderen Arten so weit ab und nähern andererseits wieder beide Arten einander so sehr, daß es gerechtfertigt erscheinen dürfte, daraufhin eine Zweiteilung der Pyrosomenfamilie vorzunehmen, in „Pyrosomata fixata", solche, deren Knospen nicht aktiv im Stocke wandern, und „Pyrosomata ambulata", deren Knospen bis zu ihrer definitiven Festsetzung vermittels Phorocyten aktiv im Mantel sich fortbewegen. Da vermutlich, wie noch gezeigt werden soll, die Pyrosomata fixata die ursprünglicheren sein dürften, soll zuerst mit der Beschreibung dieser begonnen werden.

1. Pyrosomata fixata.

Knospen nicht wanderungsfähig, relativ lange mit dem Muttertier in Verbindung bleibend. Je ein kurzer kräftiger Mantelfortsatz ventral vor der Ingestionsöffnung jedes Ascidiozooids. Mantelgefäße stets zwei. Cloacalmuskel mitten über dem Peribranchialraume gelegen. Sphincter der Ingestionsöffnung von zirkulären Muskelfäden umgeben; Sphincter der Egestionsöffnung ventral offen. Muskelzüge zwischen Endostyl und Ingestionsöffnung und Ganglion und Ingestionsöffnung, die auf die Seiten des Körpers ausstrahlen. Außer dem Ventraltentakel zahlreiche Mundtentakeln. Vereinigung der beiden Hälften des Flimmerbogens auf der Rückenseite. Flimmergrube vom Ganglion abstehend. Blutbildendes Organ um den Verdauungstraktus gelegen. Außer den Leuchtorganen zu beiden Seiten der In-

gestionsöffnung zwei weitere Leuchtorgane ventral zu beiden Seiten der Cloacalöffnung. Hoden zwischen Magen und Enddarm. Cloacalöffnung mit dorsalem Anhang.

a) *Pyrosoma Agassizi* Ritter u. Byxbee.

Hierzu Taf. XXXIII—XXXV; XXXVII, Fig. 1 u. 2; Taf. XL, Fig. 22—24; Taf. XLI, Fig. 3—8; Taf. XLIII, Fig. 7.
P. Agassizi Ritter u. Byxbee, 1905, S. 201—205, Taf. I, II.
P. Agassizi Ritter u. Byxbee, Ihle, 1910, S. 12.
P. Agassizi Ritter u. Byxbee, Krüger, 1912, S. 11—13, Pl. II, Fig. 6 u 7.

P. Agassizi wurde von Ritter und Byxbee (1905) nach einer Kolonie beschrieben, welche am 14. September 1899 auf der Fahrt des „Albatross" im Pacifischen Ocean, in der Nähe der Marquesas-Inseln, mit dem Trawl gefischt worden war. Die „Valdivia" hatte diese Art bereits vor jener Zeit (zum ersten Male am 18. Januar 1899) an 14 Stationen des Indischen Oceans in 25 Stöcken erbeutet[1]). In der Folgezeit wurde sie auch von der „Siboga"-Expedition in einem Exemplar und 1902, wie Ritter und Byxbee gleichfalls mitteilen, vom „Albatross" in der Nähe von Hawaii gefunden.

Von den durch die „Valdivia" erbeuteten Kolonien von *P. Agassizi* sind zwei in Flemming'scher Flüssigkeit und andere in Sublimat konserviert und so ausgezeichnet erhalten, daß es mir möglich wurde, der detaillierten Beschreibung von Ritter und Byxbee eine Reihe Einzelheiten über diese interessante Pyrosomenform hinzuzufügen und die Zeichnungen der Autoren verbessern und vervollständigen zu können.

Größe und Form der Kolonie. Die erbeuteten Kolonien sind ebenso wie die vom „Albatross" und der „Siboga"-Expedition jüngeren Alters. Ihre Länge schwankt zwischen 2½ und 17 cm; die meisten Kolonien sind 5—8 cm lang, nur je eine 10, 11½, 12 und 17 cm. Die Form aller dieser jungen Stöcke ist ganz charakteristisch und wird von keiner anderen Art (bei gleicher Größe) wiederholt. Sie sind alle außerordentlich dünn und schlank. Der Durchmesser beträgt kaum 1 cm bei 17 cm Länge. Dieser Umstand bringt es mit sich, daß die Stöckchen (in konserviertem Zustande) meist zusammengefallen, verbogen und geknickt erscheinen. Vielleicht wird diese gelegentliche Deformation auch durch einen besonders weichen, „delikaten" (Ritter und Byxbee) Mantel bedingt. Das geschlossene Ende der Kolonie erscheint stumpf zugespitzt, die offene Basis nicht verbreitert, aber auch nicht zugespitzt, wie Ritter und Byxbee fanden, so daß die Form der Kolonie cylindrisch („cylindrical" Ritter und Byxbee) genannt werden muß.

Mantelfortsätze. Die Mantelfortsätze stimmen in Lage und Form genau mit denen bei *P. spinosum* überein. Je einer liegt ventral vor jeder Ingestionsöffnung (Taf. XLI, Fig. 8). Sie sind relativ kurz und kräftig und meist scharf dreikantig, wobei zwei Kanten lateral liegen, die dritte und schärfste dagegen der geschlossenen Stockspitze zugekehrt ist. Die scharfe Spitze der Mantelfortsätze ist meist leicht, vereinzelt auch schärfer gegen die Ingestionsöffnung zu gekrümmt. Nicht selten zeigt auch die der Mundöffnung zugekehrte Stachelfläche noch eine kurze, von der Spitze auslaufende niedrige Kante (Taf. XLI, Fig. 4), so daß, wie Ritter und Byxbee es auch

1) Noch früher, nämlich 1895 zum ersten Male, wurde sie allerdings, wie jetzt während der Drucklegung bekannt wird, (Krüger 1912), vom Fürsten Albert von Monaco im Atlantischen Ocean gefischt.

angeben, der Stachel (wenigstens an seiner Spitze) vierkantig erscheinen kann. Eine besondere Eigentümlichkeit stellen offenbar die schon von Ritter und Byxbee beobachteten 4 langen, vierkantigen Mantelfortsätze am offenen Ende, im Umkreise der gemeinsamen Cloacalöffnung, dar. Freilich scheinen diese 4 Stacheln nicht ganz konstant zu sein. Ritter und Byxbee heben selbst hervor, daß die bei Hawaii gefischte Kolonie dieser „Tentakeln" entbehrte, und ich darf hinzufügen, daß bei weitem nicht alle mir zur Verfügung stehenden Stöcke diese 4 Fortsätze besitzen. Ich fand z. B. in einem Falle, bei einer 4 cm langen Kolonie (Stat. 215), 10 um die gemeinsame Oeffnung verteilte vierkantige Stacheln, die nicht viel größer sind als die übrigen Mantelfortsätze vor den Ingestionsöffnungen, und die diesen auch in der Form gleichen; 2 Kolonien besitzen 2, eine 3 Mantelfortsätze am Diaphragma, 16 von den 20 tadellos erhaltenen Stöcken besitzen die charakteristischen 4 Stacheln. Auch Form und Länge der Fortsätze ist keineswegs immer gleich. Man findet längere neben sehr kurzen, oft sind alle 4 sehr verschieden in der Länge; es wechseln scharfkantige, spitz zulaufende mit stumpfen fingerförmigen

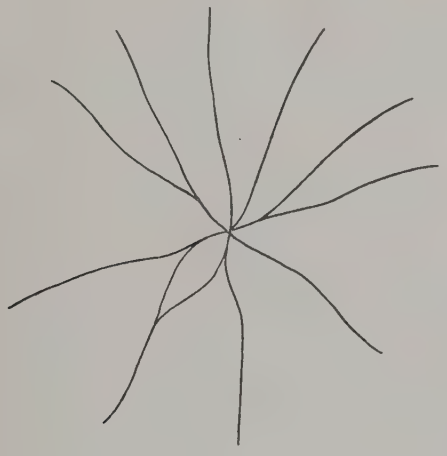


Fig. 7. Spitze eines Stockes von *P. Agassizi* mit den 10 Kanten und „Rillen", bei Aufsicht.

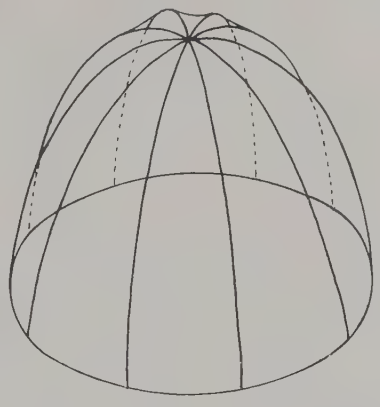


Fig. 8. Spitze eines Stockes von *P. Agassizi* mit den 10 Kanten und „Rillen", halbschematisch, bei seitlicher Ansicht.

an ein und derselben Oeffnung ab. Uebrigens entstehen diese Fortsätze am Diaphragma erst später; denn die jüngste, 2½ cm lange Kolonie weist nur 4 kleine Dornen auf, die sich durch kein Merkmal von den vor den Ingestionsöffnungen stehenden Stacheln unterscheiden.

Schließlich besitzt auch die geschlossene Stockspitze noch eine Eigentümlichkeit. Von ihr laufen 10 meist gezähnelte Kanten und zwischen diesen 10 flache Mulden mehr oder weniger weit auf die Kolonie herab (Textfig. 7, 8; Taf. XLI, Fig. 5). Bei genauerem Zusehen ergiebt sich, daß in jenen Mulden zumeist die Ingestionsöffnungen der Ascidiozooide liegen. Auch diese Eigentümlichkeit des Mantels entsteht erst später; das 2½ cm lange Stöckchen besitzt ein ganz stumpfes, ja plattes geschlossenes Ende. Ueber den Sinn dieser Eigentümlichkeit könnte die Vermutung ausgesprochen werden, daß vielleicht jene Firsten das Rollen der Kolonie um die eigene Längsachse vermindern könnten und gleichzeitig die Mulden das Atemwasser und mit ihm den Nahrungsstrom zu den Ingestionsöffnungen zu leiten hätten.

Wenn vermutet wird, daß die Mantelfortsätze der Pyrosomen Schutzeinrichtungen

sowohl der ganzen Kolonie, als auch jedes einzelnen Individuums darstellen, so könnte die Anordnung und Form der Manteldornen bei *P. Agassizi* diese Vermutung bestätigen. Es erscheint nicht nur der Stock als Ganzes mit Stacheln überschüttet (die vielleicht größere pelagische Angreifer abhalten), sondern auch die gemeinsame Cloacalöffnung und jede Ingestionsöffnung ist mit Stacheln bewehrt. Vielleicht werden doch kleinere pelagische Organismen abgehalten, in die gemeinsame Stockhöhle oder in den Kiemendarm einzudringen. Einen Nachteil müssen die Fortsätze bei der Fortbewegung insofern bedeuten, als sie den Widerstand vermehren, von Vorteil aber würden sie wieder bei der Erzielung größerer Schwebfähigkeit durch Oberflächenvermehrung sein.

Vielleicht ist es auch kein Zufall, daß bei den ventral vor der Mundöffnung stehenden dreikantigen Mantelfortsätzen die schneidende Kante bauchwärts, also der Stockspitze zugekehrt ist. Sie liegt somit in der Bewegungsrichtung der Kolonie. Hervorragende Schlundrohre, welche Widerstand schaffen würden, fehlen. Die Stöcke von *P. Agassizi* erreichen aber vermutlich ebenso eine außerordentliche Größe wie die von *P. spinosum*[1]). Es würden die Dornen also hinsichtlich der Widerstandsverhältnisse beim Schwimmen sehr zweckmäßig konstruiert sein, aber auch hinsichtlich der Schutzwirkung für die Mundöffnung des Ascidiozooids, da Organismen, welche bei der Vorwärtsbewegung der Kolonie die Fortsätze in entgegengesetzter Richtung etwa passieren, mit dem Wasserstrome über den rechten oder linken Rücken des Dornes herunter und an der Mundöffnung vorbeigleiten müßten.

Diaphragma. Die gemeinsame Cloake erscheint immer weit geöffnet und ist mit einem dünnen, aber relativ breiten Mantelsaume umgeben, der an das Velum einer craspedoten Meduse erinnern könnte. Einen ungewohnten Anblick gewährt das Diaphragma von *P. Agassizi* insofern, als ihm die zahllosen Mantelgefäße, welche dasselbe bei anderen Arten radiär durchsetzen, bis auf einige wenige fehlen. Das dürfte auch der Grund dafür sein, daß im konservierten Zustande die gemeinsame Cloacalöffnung bei *P. Agassizi* weit klafft, bei den übrigen Arten dagegen meist sehr stark verengt erscheint, da sich die Muskulatur der Mantelgefäße beim Eindringen der Konservierungsflüssigkeit sofort kontrahiert. In Bezug auf die Mantelgefäße unterscheidet sich *P. Agassizi* in mehrfacher Hinsicht von den übrigen Arten.

Mantelgefäße. Während bei allen anderen Arten (wahrscheinlich nur mit Ausnahme von *P. spinosum*) jedes Einzeltier ein, die 4 Primärascidiozooide dagegen je 2 Mantelgefäße ausbilden, besitzen die Ascidiozooide von *P. Agassizi* stets zwei Mantelgefäße. Sie entspringen ferner auch nicht an der Rückenseite zwischen Darmtraktus und Cloacalmuskel, sondern an den Seiten des Körpers, oberhalb der Mitte, nämlich am dorsalen Ende des Cloakenmuskels (Taf. XL, Fig. 24), der bei *P. Agassizi* (und *spinosum*) mitten über dem Peribranchialraume liegt.

Auch in Bezug auf die Rückbildung der Mantelgefäße verhält sich *P. Agassizi* anders als die anderen Arten. Bekanntlich ziehen in den jungen, 1—1 1/2 cm langen Kolonien (von *P. giganteum, atlanticum, verticillatum, aherniosum* z. B.), die etwa aus 4—6 regelmäßig übereinander liegenden Etagen bestehen, die Mantelgefäße (je 2 von jedem der 4 Primärascidiozooide, von allen folgenden je eines) durch die ganze Länge des Mantels und erstrecken sich in das Diaphragma hinein. Bei weiterem Wachstum der Kolonie werden nun die ältesten und längsten

1) Die größte Kolonie aus dem Material des Fürsten von Monaco ist 111,5 cm lang.

Gefäße, also diejenigen der Primärascidiozooide und der Einzeltiere der darauf folgenden Etagen, rückgebildet, und zwar eben in dem Maße, wie am offenen basalen Ende neue Etagen entstehen. Es lassen sich also in 2 oder mehr Centimeter langen Stöcken zwar die Mantelgefäße der ältesten, an der geschlossenen Spitze gelegenen Ascidiozooide nicht mehr in den Mantel oder gar bis ins Diaphragma hinein verfolgen, aber die große Zahl der jüngeren, nach dem offenen Ende zu gelegenen Einzeltiere — es sind 100 und mehr — senden ihre Mantelgefäße in das Diaphragma hinein. (Genaueres vergl. darüber Bronn, III, Suppl. II, S. 42.)

In den größeren (6 und mehr Centimeter langen) Kolonien von *P. Agassizi* besitzen höchstens 10—12 unmittelbar am offenen Ende in 1—2 unregelmäßigen Reihen gelegenen Ascidiozooide je zwei Mantelgefäße, welche das Diaphragma erreichen. Einzelne dahinter (in einer dritten Reihe) liegende Ascidiozooide können noch kurze stummelförmige Reste von Mantelgefäßen tragen, die aber das Diaphragma nicht mehr erreichen, sondern geschlängelt im Mantel blind endigen. Somit werden offenbar die Mantelgefäße bei *P. Agassizi* ganz besonders frühzeitig rückgebildet. Andererseits scheinen sie aber auch relativ spät zu entstehen; denn in der jüngsten, 2½ cm langen Kolonie besitzt ein einziges am Diaphragma gelegenes Ascidiozooid 2 Mantelgefäße. Ob nun die übrigen Einzeltiere, welche mehr nach der geschlossenen Stockspitze zu liegen, überhaupt keine Mantelgefäße ausbilden, was an sich wenig wahrscheinlich ist, läßt sich zur Zeit gar nicht sagen. Die Vermutung, daß die wenigen mit 2 Mantelgefäßen ausgestatteten Ascidiozooide in der Kolonie vielleicht (nach Analogie mit den übrigen Stöcken) die 4 Primärascidiozooide seien, bestätigt sich nicht; denn die Zahl der gefäßführenden Tiere ist stets größer als 4.

Stockbildung. Ueber die Stockbildung bei *P. Agassizi* (und *spinosum*, vergl. Textfig. 5 u. 6, S. 304) wurde oben schon ausgeführt, daß sie anders geschieht, als bei den übrigen Arten, nämlich nicht durch freies aktives Wandern der Knospen, sondern einfach dadurch, daß die Knospen passiv in den Mantel hineingeschoben werden, in dem Maße, als dieser sich vergrößert. Denn eine Knospe bleibt ja mit dem nächstälteren ventralwärts liegenden Schwestertier meist so lange durch eine lange und dünne, aus Epidermis und Entodermrohr bestehende Verlängerung verbunden, bis sie selbst zu knospen beginnt, während der Zusammenhang mit dem nächstjüngeren dorsalen Schwestertier in vielen Fällen erst gelöst wird, wenn auch dieses Knospen abschnürt. Es wurde oben gleichfalls schon erörtert, daß demzufolge, falls auch die 4 ersten Ascidiozooide nichtwandernde Knospen abschnüren (woran kaum zu zweifeln sein wird), die Primärascidiozooide nicht an der geschlossenen Spitze der Kolonie, sondern am offenen Ende liegen müßten, von den nachfolgenden Tochtergenerationen dorthin gedrängt. In diesem Zusammenhange ist es sicher bemerkenswert, daß in einer Anzahl Kolonien — es sind 9 von 20 — an der Spitze nur ein einziges großes Ascidiozooid liegt, bei welchem eine höchst eigenartige Verlagerung einiger Organe stattgefunden hat (Taf. XLI, Fig. 5, vergl. unten S. 379).

Die Verteilung der Einzeltiere muß in den mir vorliegenden Kolonien von *P. Agassizi* im Vergleich zu anderen locker genannt werden.

Die Anordnung ist sehr unregelmäßig staffelförmig, von Ringen oder Etagen ist natürlich, wie es zufolge der besonderen Stockbildung nicht anders sein kann, nichts zu merken. Aeltere und jüngere Tiere liegen bunt durcheinander.

Größe und Form der Ascidiozooide. Was nun die Ascidiozooide selbst anlangt, so muß hinsichtlich der Größe und Form im voraus bemerkt werden, daß die diesbezüglichen Angaben, sowohl die von Ritter und Byxbee, als auch die folgenden, für nicht völlig erwachsene Tiere gelten. Die ältesten Tiere der vorhandenen Kolonien zeigen, wie das auch Ritter und Byxbee angeben, die größte Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung, sie sind also, wie bei anderen Arten meist die jungen 4 Primärascidiozooide, höher als lang. Da nun sowohl die Rückenfläche als auch die Bauchseite sehr gewölbt sind und ein „Schlundrohr" eigentlich fehlt und endlich die Cloakenhöhle außerordentlich verkürzt erscheint, erhält der Körper bei seitlicher Betrachtung eine abgerundete, fast elliptische Form, welche stark an *Anchinia* erinnert. Der Dorsoventraldurchmesser beträgt bei den größten Tieren 4, der Längsdurchmesser von der Ingestions- zur Egestionsöffnung 3 mm; Ritter und Byxbee geben 3 und 2 mm an. Der senkrechte Abstand der beiden Körperseiten ist dagegen gering und beträgt nicht die Hälfte des dorso-ventralen Durchmessers, d. h., der Ascidiozooidenleib erscheint recht schmal, die Flanken des Körpers sind sehr platt.

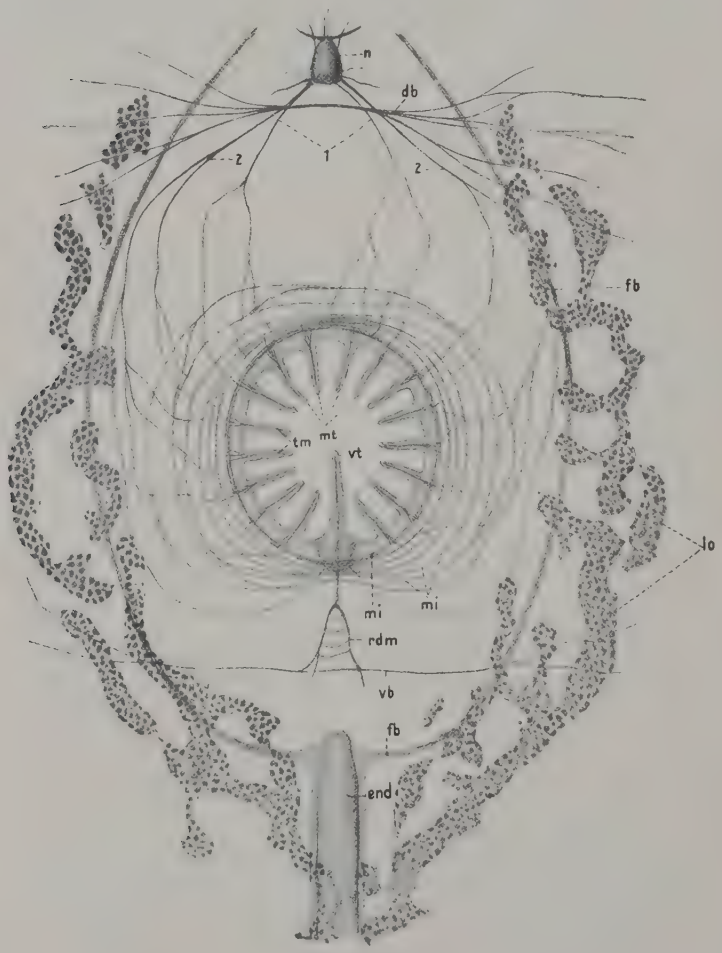


Fig. 9. Mundpartie von *P. Agassizi* mit eigenartiger Anordnung der Leuchtorgane.

Die Organe des Kiemenapparates. Die Ingestionsöffnung besitzt nicht nur den bei allen Arten vorkommenden Ventraltentakel, sondern erscheint mit einer nicht konstanten Anzahl kleinerer „Mundtentakeln" in ziemlich regelmäßiger Anordnung umstellt (Textfig. 9). Ritter und Byxbee geben 12 an, ich zählte in den älteren Tieren meist 16 bis 19. Sie sind nicht nur kürzer und dünner als der Ventraltentakel, sondern es fehlt ihnen auch die basale bläschenförmige Erweiterung. Dagegen strahlt in alle, auch in den Ventraltentakel, ein Bündel Muskelfäden ein (Textfig. 9), die sich fast bis zur Spitze fortsetzen und an der Basis mit aufgefaserter Wurzel an den Sphincter der Mundöffnung und an die zunächst gelegenen Ringmuskelzüge ansetzen oder auch frei in der Leibeshöhle des Schlundes endigen.

Der Endostyl der ältesten Tiere erscheint stark gekrümmt, namentlich im vorderen Teile. Er weist in Bezug auf seinen histologischen Bau auch Besonderheiten gegenüber dem der übrigen Arten auf (Taf. XLIII, Fig. 7). Der Flimmerbogen (das Peripharyngealband) steht weiterhin, wie Ritter und Byxbee bereits hervorhoben, in einem bemerkenswerten Gegensatz zu der gleichen Bildung sämtlicher anderer Arten (mit Ausnahme von *P. spinosum*). Die beiden Hälften desselben vereinigen sich nicht wie sonst an der Flimmergrube vor dem Ganglion unter Bildung eines „Flimmerfeldes", sondern verlaufen an der Flimmergrube vorüber dorsal nach hinten, um etwa im ersten Drittel zwischen Ganglion und Oesophagus in spitzem Winkel aneinander zu stoßen. An der Vereinigungsstelle entspringt der erste Rückenzapfen. Es dürfte immerhin bemerkt werden, daß unter den Ascidien durch Sluiter Formen (*Ascidia sabulosa*, vgl. Bronn, III, Suppl., S. 338 Anmerkung) bekannt geworden sind, welche ein ähnliches Verhalten auszeichnet.

Rückenzapfen zählte ich meist 6, auch 7, Ritter und Byxbee geben auch 6 an.

Die Kieme zeigt bei seitlicher Betrachtung elliptischen Umriß. Die Zahl der Kiemenspalten beträgt bei den ältesten Ascidiozooiden 30—38 (Ritter und Byxbee 20—26). — Längsgefäße sind dann meist 16 vorhanden, wie auch Ritter und Byxbee angeben.

Was die Stellung der Kiemenspalten betrifft, so stehen sie infolge der starken Krümmung des Endostyls eigentlich nur auf dem vorderen oder mittleren Teile desselben senkrecht (vgl. *P. spinosum*); diese Eigentümlichkeit ist jedoch, wie die Entwickelung zeigt, eben lediglich eine Folge der später einsetzenden Krümmung des Endostyls (vgl. Taf. XXXIII u. Textfig. 6). Die Stelle, von welcher aus die Kiemenspalten proximal vermehrt werden, liegt indessen nicht wie sonst etwa hinter der Ingestionsöffnung, sondern noch oberhalb des Ganglions. Die distale Vermehrungsstelle liegt natürlich diametral gegenüber, nämlich am Ende des Endostyls.

Der Verdauungstraktus hat sein besonderes Charakteristikum in dem langen Enddarm (im weiteren Sinne), der außerdem, im Gegensatz zu den übrigen Arten, nach Austritt aus dem fast kugeligen Magen nicht nach unten steigt, sondern zuerst fast wagerecht nach links hinüber zieht und dann aufsteigt (vgl. Taf. XLI, Fig. 3 u. Taf. XLIII, Fig. 4). Der kurze Oesophagus ist rückwärts bis tief in den Magen mit karminroten Pigmenten ausgestattet. Eine Pigmentzellengruppe findet sich auch an der linken Seite des Magengrundes, dem Enddarm gegenüber.

Die Cloake von *P. Agassizi* ist außerordentlich kurz und weit geöffnet (Taf. XLI, Fig. 6, 8). Sie wird in dieser doppelten Hinsicht vielleicht nur noch von der von *P. verticillatum* übertroffen. Die Form der Cloakenöffnung ist etwa verkehrt herz-förmig. Eine Besonderheit, die nur noch *P. spinosum* aufweist, stellt der schon von Ritter und Byxbee citierte mediodorsale zipfelförmige Anhang der Cloake dar. Wenn aber die Autoren meinen, daß derselbe nur vom Mantel gebildet sei, so ist das ein Irrtum. Die Entstehungsgeschichte des Gebildes zeigt deutlich, daß es sich um einen zunächst zapfenförmigen Auswuchs beider Körperwände, der äußeren und inneren, handelt, daß also der Zipfel einen Teil der primären Leibeshöhle einschließt. Liegt doch sogar zum Teil die bandförmige Verbreiterung des Muskels der Cloakenöffnung in seiner Basis.

Das Muskelsystem von *P. Agassizi* bietet zusammen mit dem peripheren Nervensystem am meisten Besonderheiten.

Erstlich erscheint der Sphincter der Ingestionsöffnung mit einem Schwarm

zirkulärer Muskelfäden umgeben (Textfig. 9), die dorsal und ventral sich nähern und zum Teil miteinander und mit dem Mundsphincter selbst verwachsen sind. An den Seiten dagegen erscheinen sie weiter gegeneinander abstehend und anastomosieren zuweilen untereinander. Ich zählte bei *P. Agassizi* bis zu 6 solcher feiner Muskelfäden. Auffällig erscheint, daß bei sehr alten Tieren die Zahl der Muskelfäden verringert ist. Wie es dazu kommt, vermag ich freilich nicht sicher anzugeben. Verschiedene Anzeichen aber sprechen dafür, daß eine teilweise Auflösung von Muskelfäden stattfindet. Ritter und Byxbee erwähnen von diesen zirkulären Muskelfäden nichts, zeichnen sie (Pl. I, Fig. 7; Pl. II, Fig. 5) auch nicht ein. (Aus Fig. 2, der wenig detaillierten Darstellung eines Ascidiozooids, ist darüber auch nichts zu entnehmen.) Sie geben nur an, daß der „Atrialsphincter" (Sphincter der Ingestionsöffnung) unter dem Ventraltentakel besonders stark und zwar 3mal so breit als anderswo sei. Die erwachsenen Ascidiozooide meiner Stöcke zeigen alle eine geringere oder größere Anzahl solcher Fäden (wie bei *P. spinosum*) aufs deutlichste.

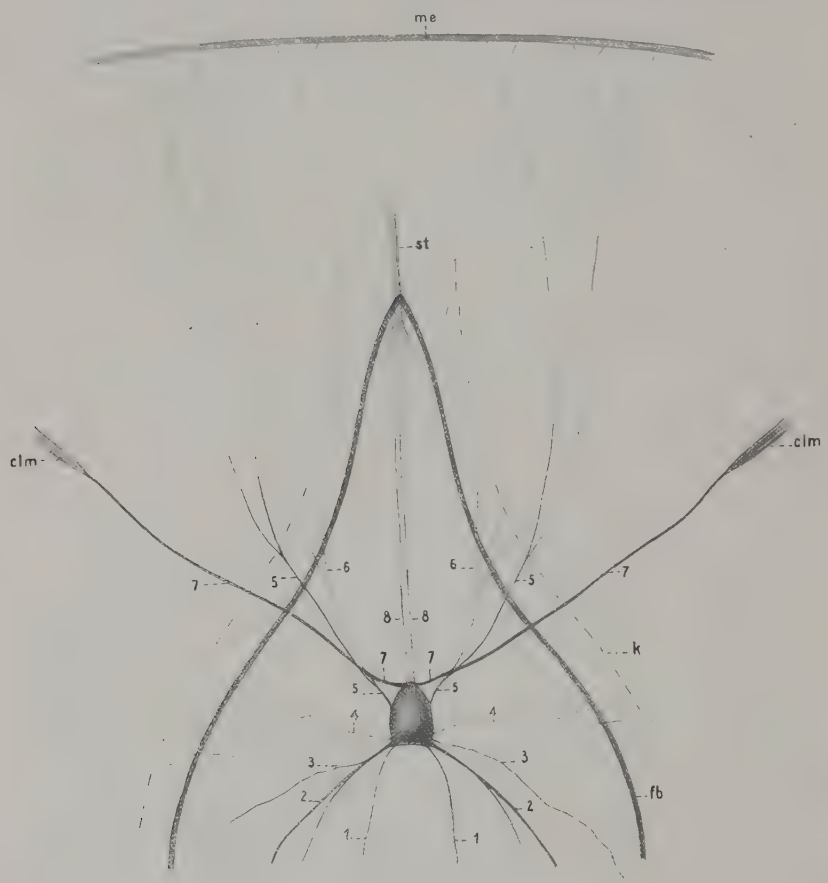


Fig. 10. Nervenverlauf bei *P. Agassizi*.

Bekanntlich besitzen alle anderen Arten (mit Ausnahme von *P. spinosum*) hinter dem Mundsphincter am Schlundrohr 2—3 „Zirkulärmuskelfäden" (vgl. Taf. XLIII, Fig. 1 u. Textfig. 11). Bei *P. Agassizi* (und *spinosum*) sind außer den genannten mit dem Mundsphincter verwachsenen Zirkulärmuskeln keine weiteren Muskelfäden am Schlundrohr zu beobachten. Man möchte geneigt sein, jene mit den 2—3 Zirkulärmuskeln der übrigen Arten zu homologisieren. Der Unterschied besteht ja nur darin, daß bei *P. Agassizi* (und noch mehr bei *P. spinosum*) die Anzahl größer ist als bei den anderen Arten — das würde dem im allgemeinen stärker entwickelten Muskelsystem bei beiden Arten entsprechen — und daß sie mit dem Mundsphincter und untereinander dorsal und ventral verwachsen sind. Und doch ist diese Auffassung nicht richtig, wie gleich gezeigt werden soll.

Dem Sphincter der Mundöffnung und den zunächst gelegenen Muskelfäden entspringen mit aufgefaserter Wurzel zumeist auch die schon oben erwähnten Muskelfäden der Mundtentakeln, welche bis in die Spitze derselben sich unverzweigt fortsetzen (Textfig. 9 *tm*).

Das Muskelbündel des großen Ventraltentakels ist natürlich besonders kräftig entwickelt und steht mit den Fasern eines Radiärmuskelbündels unter dem Ventraltentakel in Verbindung, welches auch bei den übrigen Arten bekanntlich an dieser Stelle liegt (Textfig. 9 *rdm*

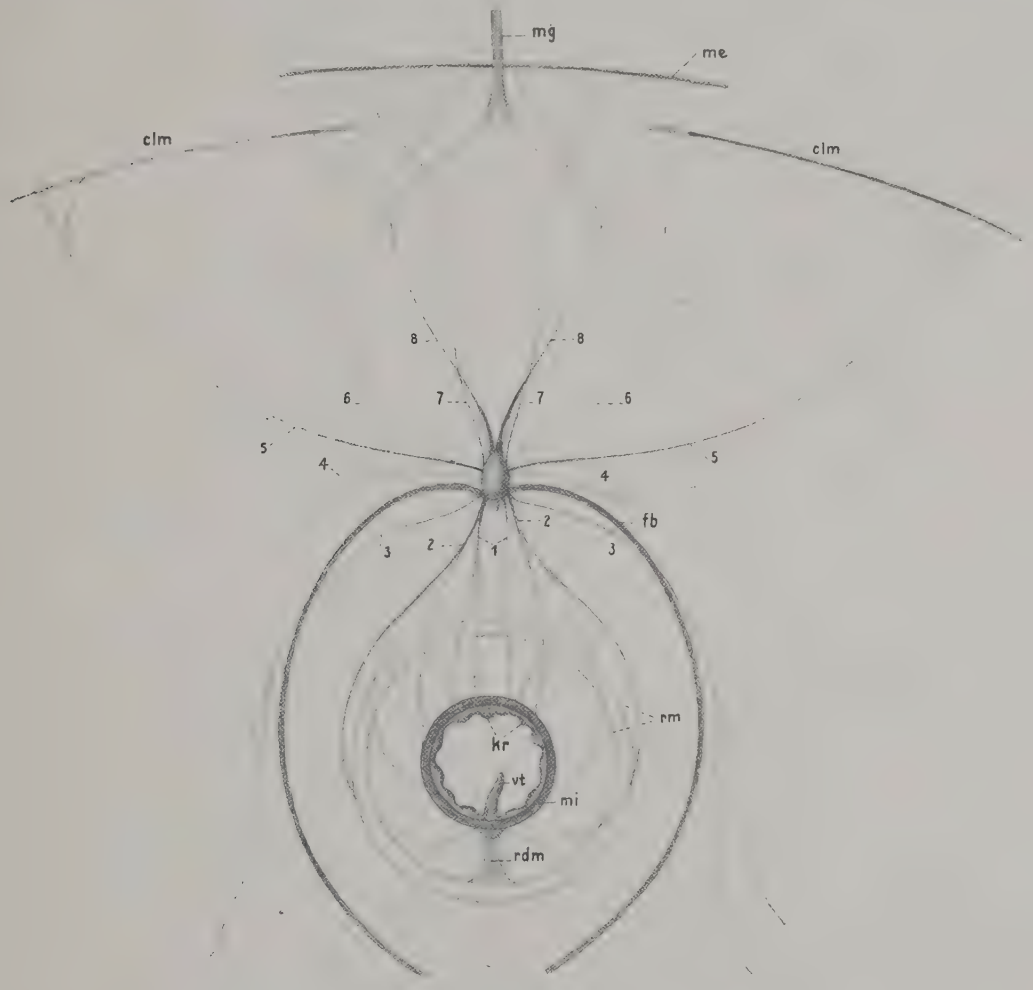


Fig. 11. Nervenverlauf bei *P. verticillatum*.

und Textfig. 11). Zahl und Anordnung der Muskelfäden dieses Radiärbündels sind auch bei *P. Agassizi* (wie bei den anderen Arten) nicht konstant (vgl. Genaueres darüber Bronn, III, Supplt. II, S. 92), immer aber stehen die Fasern desselben dorsal mit denen des Mundsphincters und des Ventraltentakels, bauchwärts zum Teil mit dem „ventralen" Muskelsystem in Verbindung.

Durch dieses dorso- und ventrolaterale Muskelsystem sind von den zurzeit bekannten Pyrosomenarten nur *P. Agassizi* und in extravaganter Weise *P. spinosum* ausgezeichnet. Es zerfällt in zwei Bündel von Muskelzügen (Textfig. 9 *db, vb*), von denen das eine, schwächere

in der Mitte zwischen Ingestionsöffnung und Endostyl, das andere, stärker entwickelte zwischen Ingestionsöffnung und Ganglion, nahe vor dem letzteren gelegen ist. Beide Bündel bestehen aus senkrecht zur Medianebene verlaufenden Muskelfasern, die, auf einer großen mittleren Strecke miteinander verbunden, an ihren beiden Enden divergierend auf die Flanke des Körpers oft unter dichotomer Verästelung ausstrahlen. Was die Zahl der freien Aeste zu beiden Seiten anlangt, so finden wir bei *P. Agassizi* in der ventralen Gruppe etwa nur 2, welche sich weiter nicht mehr verästeln, in der dorsalen etwa 3—5 (bei *P. spinosum* aber ventral gegen 4, dorsal 8—10 Aeste, welche vielfach korrespondieren). Bei *P. Agassizi* erreichen die Aeste beider Bündel nur den vorderen Bereich der Körperseiten, bei *P. spinosum* dagegen erscheint das ganze vordere Drittel des Rumpfes mit den Fasern beider Gruppen wirr bedeckt.

Ist nun dieses Muskelsystem bei *P. Agassizi* und *spinosum* ein völliges Novum in der Pyrosomenfamilie, oder finden wir bei den übrigen Arten Analoga?

Zur Beantwortung dieser Frage erscheint die Lagebeziehung des ventralen, zwischen Endostyl und Ingestionsöffnung gelegenen Muskelbündels zu dem vorhin erwähnten Radiärbündel bedeutungsvoll (Textfig. 9). Bei allen anderen Arten steht jenes Radiärbündel mit dem zunächst gelegenen Zirkulärfaden in Verbindung (vgl. Textfig. 11 *rdm* und *rm*), hier bei *P. Agassizi* (und bei *P. spinosum*) mit dem ventralen Muskelbündel. Wir dürften darum kaum fehlgehen, wenn wir darnach das gesamte dorso- und ventrolaterale Muskelsystem von *P. Agassizi* (und *spinosum*) als homolog und analog dem Zirkulärmuskelsystem der übrigen Arten betrachten. Dann hätten wir uns nur vorzustellen, daß bei beiden Arten die Zirkulärmuskeln, ventral unter der Mundöffnung und dorsal unter dem Ganglion, miteinander verwachsen, lateral dagegen zum Teil aufgelöst seien, genau so, wie wir es bei den Fasern des Mundsphincters beobachteten. Bei den sicher noch nicht erwachsenen Ascidiozooiden von *P. Agassizi* (von denen hier die Rede ist) erreichen die Fasern des dorsalen und ventralen Teils sich nicht, und eben deshalb erscheint das System in zwei Teilen. Bei den alten Tieren von *P. spinosum* aber stehen, wie noch genauer besprochen werden soll, Fasern des dorsalen und ventralen Teils miteinander in Verbindung (Taf. XLII, Fig. 1).

Wenn die Fasern des „lateralen" Muskelsystems bei beiden Arten bis auf die Flanken des Körpers reichen, während bei den übrigen Arten die homologen Zirkulärfäden das Schlundrohr umspannen, so erklärt sich diese Lageveränderung aus der besonderen Kürze, eigentlich dem Fehlen des Schlundrohres bei *P. Agassizi* und *spinosum* und sodann aus der Auflösung der Fasern bei gleichzeitiger mächtiger Entwickelung des Systems.

Wir werden demgemäß die den Sphincter der Mundöffnung umschwärmenden Zirkulärfasern nicht mit den 2—3 Zirkulärfäden der übrigen Arten identifizieren dürfen, sondern sie einfach als Auffaserungen des Mundsphincters zu betrachten haben, wie denn überhaupt bei *P. Agassizi* und *spinosum* eine Tendenz zur Auflösung der Muskelfäden vorliegt[1]).

Was die Funktion des lateralen Muskelsystems anlangt, so dürfte dasselbe ebenfalls, wie die homologen Zirkulärfäden der übrigen Arten, dazu bestimmt sein, das einströmende

1) Wenn Ritter und Byxbee mit den Worten: „There are the usual muscles (?) in the prebranchial region, and besides there is a strong sphincter just above the ganglion", die eben besprochenen interessanten Verhältnisse abthun, so dürfte das eine recht kurze Besprechung meines Erachtens keineswegs „gewöhnlicher" Verhältnisse sein.

Atemwasser in den Kiemenkorb und mit den Cloakenmuskeln zusammen weiter in die Cloake zu befördern.

Wenn schon diese Eigentümlichkeiten in der Ausbildung des Muskelsystems den beiden Arten eine Sonderstellung zuweisen, so gilt dies in noch höherem Maße hinsichtlich des Cloacalmuskels.

Beide Arten tragen mitten über den Peribranchialräumen (bezw. über dem Kiemenkorbe) einen langen starken Hohlmuskel, den stärksten der gesamten Muskulatur, der in dieser Lage auf den ersten Blick verwundern muß, denn keine andere Art zeigt dasselbe. Das genauere Studium ergiebt aber ohne Zweifel, daß es sich hierbei um den auf die vorderen Körperseiten verlagerten Cloakenmuskel handelt; denn einmal fehlt der Cloakenmuskel dort, wo man ihn suchen würde, nämlich zu beiden Seiten der Cloake selbst; sodann setzt er sich an seinen beiden Enden in die sogenannten Mantelfaserzüge fort, und endlich entspringen, wie schon gesagt wurde, die Mantelgefäße an seinem dorsalen Ende. Ritter und Byxbee haben merkwürdigerweise diesen Muskel offenbar übersehen, wenigstens heißt es nur (S. 202): „Muscles of the prebranchial zone well developed, especially one immediately above the peripharyngeal band." Natürlich war kein Cloakenmuskel zu finden: „The mid-atrial muscle is absent (?). At least a prolonged search has failed to reveal it", und sie erklären sich das vermeintliche Fehlen desselben mit der besonderen Kürze der Cloake.

Schließlich hat auch der Sphincter der Egestionsöffnung bei *P. Agassizi* (und *spinosum*) seine besondere Eigentümlichkeit. Während dieser Muskel bei allen übrigen Arten einen geschlossenen Ring-Hohlmuskel darstellt, ist er bei beiden Arten ventral offen und verjüngt, nimmt dorsal an Dicke zu (Taf. XLI, Fig. 6) und erscheint dorsomedian bandförmig verbreitert.

Schließlich muß noch mit ein paar Worten des „kolonialen" Muskelsystems gedacht werden. Dazu rechnete ich (Bronn, III, Suppl. II) die Muskulatur der Mantelgefäße und die sogenannten Mantelfaserzüge. Da bei allen Pyrosomen die innere Wand der Mantelgefäße stets mit einer wohlentwickelten Längsmuskulatur versehen ist, so stellen diese selbst funktionell eigentlich echte Hohlmuskeln dar. Die sogenannten Mantelfasersträngе bestehen bekanntlich aus spindel- und fadenförmigen Mantelzellen und stellen dadurch, daß sie an den Enden der Cloakenmuskeln jedes Ascidiozooids ansetzen, auch die einzige Verbindung unter den Einzeltieren eines Stockes her, fassen also gewissermaßen die Einzelmuskelsysteme zu einem „kolonialen" zusammen.

Nun ist aber der Zusammenhang der Mantelfasersträngе mit dem Cloakenmuskel bei allen Arten kein direkter und unmittelbarer; denn die Faserzüge im Mantel sind natürlich von den Enden des Cloakenmuskels, da dieser ja in der Leibeshöhle liegt, durch das einschichtige, an dieser Stelle zudem noch beträchtlich verdickte ektodermale Hautepithel getrennt. Es können die Mantelfaserzüge deshalb jedenfalls nicht als direkte Fortsetzungen des Cloakenmuskels bezeichnet werden, wenn sie auch an den beiden Enden desselben angreifen und (durch das Hautepithel hindurch) in der Richtung der Cloakenmuskeln wirken. Die Muskulatur des Mantelgefäßes hat dagegen bei den übrigen Arten gar keinen Zusammenhang mit dem Cloacalmuskel oder den Mantelfaserzügen; denn das Mantelgefäß entspringt ja meist ein Stück proximal vor dem Cloakenmuskel, an dessen Enden eben die Mantelfaserzüge ansetzen (vergl. Taf. XLIII, Fig. 1 u. 2).

Bei *P. Agassizi* (und *spinosum*) aber entspringen die beiden Mantelgefäße unmittelbar am Dorsalende des über dem Peribranchialraume gelegenen Cloakenmuskels. Eine genauere Untersuchung dieser Stelle fördert nun die interessante Thatsache zu Tage (Taf. XL, Fig. 24), daß die Fibrillen des Cloakenmuskels direkt, ohne daß eine trennende Wand dazwischentritt, in das Mantelgefäß (das ja eben nichts weiter als ein röhrenförmiger Auswuchs des ektodermalen Hautepithels ist) hineinziehen und somit bis ins Diaphragma gelangen. Bei diesen beiden Formen besteht also ein direkter und unmittelbarer Zusammenhang zwischen der Muskulatur des Einzeltieres und der Kolonie als Ganzem, nicht bloß eine indirekte und durch das Ektodermepithel hindurch wirkende Verbindung mittels der Mantelfaserzüge, wie sie bei allen anderen Arten vorliegt und diesen beiden Formen außerdem noch eigen ist. Dazu kommt, daß ein mächtiger Nerv (7) gerade dort mit den Muskelfibrillen des Cloacalmuskels sich verbindet, wo diese in das Mantelgefäß einstrahlen.

Nervensystem. Die Verlagerung des Cloakenmuskels auf die Seiten des Körpers und die damit im Zusammenhange stehende, eben gekennzeichnete Besonderheit hinsichtlich der Mantelgefäße bei *P. Agassizi* (und *spinosum*) bedingen eine Reihe interessanter Veränderungen im Bereiche des peripheren Nervensystems. Die Zahl der peripheren Nervenpaare beträgt bei *P. Agassizi* 8, wie bei allen übrigen. Das 1., 2., 3., 4. und 6. Nervenpaar haben im allgemeinen denselben Verlauf und dieselben Funktionen, daher wohl auch die gleiche Qualität wie bei den übrigen Arten (vgl. Textfig. 9, 10 mit 11).

Die beiden vorderen versorgen den Mundsphincter mit seinen Zirkulärfäden und die Muskulatur der Mundtentakeln. Entsprechend der ansehnlich entwickelten Muskulatur dieser Präbranchialzone bei *P. Agassizi* (und *spinosum*) erweist sich auch insbesondere das 2. Nervenpaar als besonders reich verästelt. Beide Nervenpaare dürften daher vorwiegend motorische Qualität besitzen. Das 3., 4. und 6. Nervenpaar (Textfig. 10) senden ihre Aestchen zu den proximalen und dorsalen Teilen der Kieme und innervieren mehrfach den Flimmerbogen. Ob von den Fasern des 3. Paares auch die Leuchtorgane innerviert werden, konnte ich nicht entscheiden. Weil bei *P. Agassizi* (und *spinosum*) der Flimmerbogen weit dorsal nach hinten zieht, versorgen die Fasern des 6. Paares auch diesen außer der Kieme, während bei den übrigen Arten die Fasern dieses Nervenpaares specifische Kiemennerven genannt werden dürfen.

Die hauptsächlichsten Veränderungen beziehen sich auf das 5., 7. und 8. Nervenpaar und stehen im Zusammenhange mit der veränderten Lage des Cloakenmuskels bei diesen Formen. Der Cloakenmuskel wird bei den übrigen Arten (Textfig. 11) an seinem dorsalen und ventralen Ende innerviert, und zwar dorsal von Fasern des 8. und ventral von solchen des 5. Nervenpaares. Bei *P. Agassizi* und *spinosum* findet nun überhaupt nur eine Innervierung am dorsalen Ende statt, und zwar durch das mächtig entwickelte und völlig unverzweigte 7. Nervenpaar, welches bei diesen beiden Formen unverhältnismäßig stärker entwickelt ist als alle anderen Nervenstränge und auch als das 7. Nervenpaar bei den übrigen Arten, wo es ausschließlich die Innervierung des Sphincters der Egestionsöffnung besorgt.

Nun entspringt bei den am Diaphragma liegenden Ascidiozooiden von *P. Agassizi*, wie oben ausgeführt wurde, an dieser Stelle je ein Mantelgefäß, dessen kräftig entwickelte Muskulatur dann ebenfalls von den rechtwinklig auftreffenden Fasern dieses 7. Nervens versorgt wird (Taf. XL, Fig. 24). Der 5. Nerv dagegen, gleichfalls mächtig entwickelt, kreuzt den 7. in un-

mittelbarer Nähe des Ganglions und zieht in zwei starken Aesten, die sich weiterhin noch 1—2mal gabeln, zum Sphincter der Cloacalöffnung, welcher bei den übrigen Arten eben nur von den Fasern des 7. Nervenpaares versorgt wird. Das 8. Nervenpaar endlich verläuft in jüngeren Ascidiozooiden in zwei äußerst feinen parallelen Fasern in der Mittellinie unverzweigt bis zu der Stelle, wo das verlängerte Stolorohr, mit welchem das Ascidiozooid und sein Muttertier in Verbindung stehen (vgl. Textfig. 6, S. 304), in die dorsale Körperwand einmündet. (Bei den übrigen Arten versorgen die inneren Fasern des 8. Nervenpaares die Muskulatur des Mantelgefäßes, die äußere den Cloakenmuskel.) Da in alten Einzeltieren aber dies Verbindungsstück durchgeschnürt wird, verlieren diese beiden Nerven offenbar ihre Aufgabe, und sie scheinen deshalb rückgebildet zu werden; denn es gelingt in alten Ascidiozooiden auch mit stärkeren Vergrößerungen nur, die beiden Nerven eine kurze Strecke über das Ganglion hinaus zu verfolgen.

Somit ergeben sich beim Vergleich des Nervenverlaufs bei *P. Agassizi* (und *spinosum*) einerseits und den übrigen Arten andererseits folgende bemerkenswerte Unterschiede: Es vertritt bei *P. Agassizi* und *spinosum* der 5. Nerv (Innervierung des Sphincters der Egestionsöffnung) den 7. bei allen übrigen Formen. Dem 7. Nerven dagegen ist bei beiden Arten die Aufgabe zugefallen (Innervierung des Cloakenmuskels, der Mantelfaserzüge und Mantelgefäße), die der 5. (Cloakenmuskel ventral) und 8. (Cloakenmuskel dorsal, Mantelfaserzüge und Mantelgefäß) bei den übrigen Arten gemeinsam erfüllen. Der Ventralteil des Cloakenmuskels wird bei *P. Agassizi* und *spinosum* überhaupt nicht versorgt. Endlich erhält der 8. Nerv bei den beiden Formen eine spezielle Aufgabe: die Innervierung der larvalen Stoloverlängerung. Diese letztere fällt bei allen anderen Arten weg, da sie bereits auf sehr frühen Stadien, wenn das junge Ascidiozooid als „Wanderknospe" frei wird, sich durchschnürt. Die Thatsache aber, daß bei den übrigen Arten ebenfalls der eine Zweig des 8. Nervenpaares in die Wurzel des Mantelgefäßes einstrahlt, beweist, daß das Mantelgefäß der Sekundärascidiozooide an der Stelle entspringt, wo das Einzeltier als Knospe durch das Verbindungsrohr des Stolos mit seinem Muttertier zusammenhing, was übrigens auch beim Vergleich der entsprechenden Stelle (an der hinteren Dorsalseite) einer Knospe mit einem erwachsenen Ascidiozooid einleuchtet. Jedenfalls mündet das Stolorohr am Körper von *P. Agassizi* (und *spinosum*) an derselben Stelle ein, wo bei den übrigen Arten das Mantelgefäß austritt. Zu dieser Stelle zieht hier wie dort der 8. Nerv.

Was die Histologie der Nerven anlangt, so besteht bei *P. Agassizi* nur das 8. Nervenpaar, wie bei allen anderen Arten, und das mächtige 7. aus spindelförmigen Ganglienzellen. Die beiden Zweige des 8. Nervenpaares stellen zwei äußerst feine Fädchen aus einzellig hintereinander gereihten winzigen Nervenzellen dar, die den beiden Fasern ein knotiges Aussehen verleihen. Sie sind ja aus den beiden dorsal gerichteten Nervenröhren des primären Nervenrohres, den Seitennerven Salenskys, hervorgegangen. Die Zellen werden also echte Ganglienzellen sein.

Der starke und völlig unverzweigte 7. Nerv beider Formen ist vornehmlich am Ende reich mit Zellen ausgestattet. Besonders dicht scharen sich hier runde, birn- und spindelförmige Zellen bei den Ascidiozooiden, deren Mantelgefäße rückgebildet sind (Taf. XL, Fig. 23). Pferdeschweifähnlich aufgefasert tritt der 7. Nerv in den Cloakenmuskel ein und ist an dieser Stelle auffällig reich mit Zellen versehen. Wo dagegen die Muskulatur des persistierenden Mantelgefäßes mitversorgt wird, sehen wir die völlig auseinandergetretenen und mit dreieckig

verbreiterten Enden ausgestatteten Nervenfasern sehr vereinzelt mit stab- oder spindelförmigen Kernen versehen (Taf. XL, Fig. 24). Es erweckt den Anschein, als ob bei der Veränderung, welche die Nervenfasern während der Rückbildung der Muskulatur der Mantelgefäße erfahren, eine Vermehrung der zelligen Elemente in den Nerven stattfände.

Schließlich müssen noch die Nervenendigungen dieses mächtigen 7. Nervenstranges am Dorsalende des Cloakenmuskels besprochen werden. Bei den Ascidiozooiden, wo die Mantelgefäße völlig rückgebildet sind (Taf. XL, Fig. 23), verbinden sich die Fibrillen des fein aufgefaserten Nerven schlechthin mit den in gleicher Richtung ziehenden Muskelfasern des Cloakenmuskels, der an dieser Stelle ebenfalls aufgelöst ist. Komplizierter gestaltet sich hier die Endigungsweise nur bei denjenigen Ascidiozooiden von *P. Agassizi*, welche noch mit Mantelgefäßen ausgestattet sind. Die Nervenfasern treten senkrecht zur Längsrichtung des Muskels und Mantelgefäßes an die Muskelfibrillen mit dreieckig-plattenförmigen Verbreiterungen, und zwar so, daß je eine Nervenfaser sich mit einer Muskelfaser verbindet (Taf. XL, Fig. 24). Die dreieckigen Endorgane sind aus einem wenig färbbaren, grobgranulierten Plasma aufgebaut, in welchem nur vereinzelt ein Kern zu beobachten ist. Bekanntlich sind auch bei anderen Tunicaten (Appendicularien, *Doliolum*) ähnliche Verbreiterungen der nervösen Substanz bei Muskelnerven nachgewiesen worden. Bemerkenswert erscheint, daß nur die noch mit Mantelgefäßen ausgestatteten Ascidiozooide diese Endigungsweise besitzen, während sie den Einzeltieren fehlt, welche ihre Mantelgefäße samt deren Längsmuskulatur rückgebildet haben. Wir dürfen vielleicht daraus schließen, daß jene komplizierte Verbindungsweise zwischen Nerven- und Muskelfibrille auch eine innigere und darum wirksamere ist. Ferner erhellt aus dem geschilderten Verhalten, daß mit der Rückbildung der Muskulatur der Mantelgefäße auch eine solche der dreieckigen nervösen Endorgane Hand in Hand geht. Gleichzeitig ändert sich auch der Verlauf der Nerven- und Muskelfasern zu einander. Sicher ist es kein Zufall, daß mit der Rückbildung der Mantelgefäße und ihrer Muskulatur bei älteren Tieren auch die dreieckigplattenförmigen Verbreiterungen der Nervenenden des 7. Nerven rückgebildet werden und daß ferner die am Dorsalende des Cloakenmuskels ansetzenden Mantelfaserzüge nur bei den Ascidiozooiden entwickelt sind, welche ihre Mantelgefäße samt deren Muskulatur rückgebildet haben. Das scheint meines Erachtens doch einmal darauf hinzudeuten, daß der Muskulatur der Mantelgefäße eine wichtige Funktion zukommen muß — denn warum die Rückbildung der nervösen Endorgane, da doch der Cloacalmuskel nach wie vor vom 7. Nerven innerviert wird? — und andererseits scheint mir daraus hervorzugehen, daß nach der Rückbildung der Mantelgefäßmuskulatur die Faserstränge deren Aufgabe allein übernehmen.

Das Ganglion bietet außer einigen äußeren Formunterschieden keine Besonderheiten. Es erscheint länger und schmäler als bei den anderen Arten; die Flimmergrube ist länger, meist etwas gekrümmt und steht fast senkrecht ab, während sie bei anderen Arten, z. B. bei *P. verticillatum*, mit der Unterseite des Ganglions in ganzer Länge verwachsen ist.

Die Mesodermelemente. Die Leuchtorgane liegen, zumeist in der bekannten elliptischen Form, zu beiden Seiten der Ingestionsöffnung nahe über dem vorderen Endostylende (Taf. XLI, Fig. 8). Vereinzelt beobachtet man, und zwar dann bei sämtlichen Tieren einer Kolonie, eine Abweichung von der normalen rundlichen Form (Textfig. 9). Die Leuchtzellen ziehen sich dann in mehreren, unter sich verbundenen, wurmähnlichen Schnüren

dorsoventral zu beiden Seiten der Mundöffnung hin. Bisher übersehen worden sind zwei kleinere Zellgruppen rechts und links vom Darmtraktus, unmittelbar am Cloakenrande (Taf. XLI, Fig. 6). Die Struktur der Zellen stimmt mit denen der Leuchtorgane so überein, daß wir kaum in der Annahme fehlgehen dürften, es handle sich hier ebenfalls um zwei Leuchtorgane. Auch bei *P. spinosum* finden sich zwei solche entsprechend gelagerte Zellgruppen, während sie sämtlichen anderen Arten fehlen.

Eine weitere Eigentümlichkeit von *P. Agassizi* (und *spinosum*) liegt darin, daß das sogenannte blutbildende Organ nicht im dorsalen Blutsinus, sondern um den Darmtraktus herum gelegen ist.

Geschlechtsorgane sind auch bei den ältesten Ascidiozooiden der mir zur Verfügung stehenden Stöcke in keinem einzigen Falle vorhanden. Der entwickelungsgeschichtliche Teil hat gezeigt, daß die Zellen des Geschlechtsstranges, aus denen die Geschlechtsorgane ja hervorgehen, nirgends auch nur Eikerne, wie sie bei anderen Arten stets zu beobachten sind, erkennen lassen[1]). Es liegt somit eine Verzögerung in der Ausbildung der Geschlechtszellen vor, die bisher bei keiner anderen Pyrosomenart beobachtet worden ist.

Zum Schluß sei noch einmal auf die eigentümlichen Lageveränderungen und Rückbildungen aufmerksam gemacht, welche einige Organe in demjenigen Ascidiozooid erleiden, das als einziges in die geschlossene Spitze der Kolonie getreten ist (Taf. XLI, Fig. 5). Da ist es vor allem die Cloácalöffnung, welche von der hinteren Seite auf die dorsale gerückt ist, um am Ende des gemeinsamen Cloacalraumes münden zu können. Die Oeffnung ist genau kreisförmig und im Vergleich zur normalen Cloakenöffnung recht eng; der zipfelförmige Anhang ist geschwunden. Die Hinterseite des Ascidiozooids ist natürlich in ihrer ganzen Ausdehnung geschlossen. Auch der Darmtraktus ist nach oben gerückt, der Enddarm erscheint stark verlängert. Die bisher übersehenen kleinen Leuchtorgane zu beiden Seiten des Darmtraktus sind dagegen nicht mit nach der Rückenseite gewandert, sondern liegen noch unmittelbar über dem Stolo, der stets rückgebildet erscheint. Die normalerweise neben der Mundöffnung gelegenen Leuchtorgane erscheinen nicht nur vermehrt — es sind im ganzen acht rundliche Zellgruppen von annähernd gleicher Größe — sondern auch stark nach der Bauchseite verschoben, so daß sie zu beiden Seiten des Endostyls, also direkt an der Stockspitze, gelegen sind. Der starke Cloakenmuskel über dem Peribranchialraume ist geschwunden.

Diagnose: Länge des Stockes bis 110 cm[2]), dünn, schlaff, kegelförmig. Körper elliptisch, höher als lang. Höhe 4 mm, Länge 3 mm. Endostyl, besonders im vorderen Teile, stark gekrümmt. Kiemenspaltenfeld elliptisch, Kiemenspalten 30—33, schräg stehend, Längsgefäße meist 16, Dorsaltentakeln meist 6. Mundtentakeln (außer dem Ventraltentakel) 16—19, bis 6 Muskelfäden um den Mundsphincter. Ventralmuskelbündel 2, Dorsalmuskelbündel 3—5 Aeste; beide Gruppen nicht in Verbindung tretend. Cloakenmuskel lang, dünn.

1) Ich war, wie mir inzwischen das Studium der Entwickelung des Stolo prolifer gezeigt hat, im Irrtum, wenn ich im Bronn (S. 119) die Annahme machte, daß die Geschlechtsorgane bei *P. Agassizi* aus den freien Mesodermzellen um den Verdauungstraktus hervorgehen könnten.

2) Vgl. Anmerkung S. 368.

Cloake sehr kurz und weit (verkehrt herzförmig) geöffnet. Geschlechtsorgane unbekannt.

P. spinosum Herdman.

Hierzu Taf. XLII, Fig. 1—3.

P. excelsior Perrier (?), 1886, S. 229.
P. spinosum Herdman, 1888, S. 29ff., Pl. II, Fig. 9—15.
P. indicum Bonnier und Perez, 1902, S. 1239.
P. spinosum Herdman, Farran, 1906, S. 15ff.
P. spinosum Herdman, Farran, 1909, S. 220ff., Pl. VI, VIII.

P. spinosum wurde zuerst vom „Challenger" in 2 riesigen Exemplaren, deren eines 4'2", also rund 1,30 m maß, im Atlantik erbeutet und von Herdman (1888) beschrieben. Auf der „Talisman"-Expedition geriet eine noch größere Pyrosomenkolonie von 2 m Länge und 20 cm Breite in die Netze, die von Perrier (1886), also vor Herdman, als *P. excelsior* beschrieben wurde[1]), aber wohl identisch mit *P. spinosum* Herdman sein dürfte.

Im Jahre 1901 beobachteten Bonnier und Perez (1902) im Indischen Ocean unter der arabischen Küste einen Schwarm riesiger Pyrosomenkolonien, von denen sie die größten auf 4 m Länge schätzten. Sie beschrieben diese Art als *P. indicum*. Nach der Beschreibung, welche die Autoren dieser Art widmen, zweifle ich jedoch nicht, daß es sich dabei um *P. spinosum* Herdman handelt (siehe unten). Endlich wurde von Farran (1906) eine junge, 1,5 cm lange Kolonie aus der Irischen See für *P. spinosum* gehalten; und 1909 beschrieb derselbe Forscher zwei annähernd gleich große Exemplare, von denen das eine bei 85 cm Länge 19 cm im Umfang maß, die aus dem Nordatlantik vom Cap St. Mary (Azoren) stammten.

Auf der Deutschen Tiefsee-Expedition wurden keine vollständigen und unverletzten Stöcke von *P. spinosum*, sondern nur Bruchstücke erbeutet, und zwar geriet auf Station 257 ein gewaltiger Haufen von großen Fetzen einer, wie sich noch zeigen wird, sehr alten Kolonie in das Netz. Auf den Stationen 256 und 265 wurden kleinere, verletzte Kolonien von 24 bezw. 15 cm Länge gefischt.

P. spinosum dürfte, wie aus den vorstehenden Angaben hervorgeht, unter den bis jetzt bekannten Pyrosomenarten die größten Stöcke bilden.

Ueber die Form der Kolonie giebt nur die von Farran (1909) reproduzierte Photographie der 85 cm langen Kolonie Aufschluß, denn auch vom „Challenger" wurden nur Bruchstücke erbeutet und Bonnier und Perez geben über die Stockform nichts an. Wir sehen hier einen schlanken, ganz allmählich sich verschmälernden und kegelförmig zugespitzten Stock, dessen Form an die langen dünnen Kolonien von *P. Agassizi* erinnert.

Ein Diaphragma besaßen die Stöcke nach Bonnier und Perez und Farran nicht; die unregelmäßige Oeffnung der Stockhöhle nahm die ganze Breite der Kolonie ein (Farran) und wies keine Stacheln (wie etwa bei *P. Agassizi*) auf. Die mittlere Wanddicke der Kolonie wird von Herdman mit 1—1,2 cm, von Farran mit 6 mm angegeben. Die Länge der ältesten Tiere (also auch die Wandstärke) derjenigen Kolonie, von denen die „Valdivia" nur Bruchstücke erbeutete, beträgt 18 mm. Wenn der Mantel übereinstimmend (von Herdman, Farran) als weich,

1) Die Diagnose sagt nur: „Sur le manchon de cristal les viscères écarlates de chaque Ascidie semblaient autant de rubis enchâssés."

leicht zerreißbar bezeichnet wird, so kann ich diese Angaben bestätigen. Der Mantel der Stöcke, die in Alkohol, Sublimat und FLEMMING'scher Flüssigkeit konserviert waren, zeigte übereinstimmend diese Eigenschaften, und ich konnte, was mir bei keiner anderen Art gelungen ist, Knospen, junge und alte Tiere mit leichter Mühe aus dem Mantel herausziehen, wenn etwa eine Seite desselben mit der Nadel aufgeschlitzt war.

In Bezug auf die Oberflächenbeschaffenheit des Mantels gleicht *P. spinosum* durchaus *P. Agassizi*, und beide Arten unterscheiden sich hierin von allen anderen; die dreikantigen, ventral und lateral gekielten, scharfspitzigen und etwas überhängenden Mantelfortsätze stehen stets ventral vor der Ingestionsöffnung, ihre Spitzen gegen die offene Stockbasis richtend (vergl. das bei *P. Agassizi* Gesagte, oben S. 366 ff.).

Was die Anordnung der Ascidiozooide bei den mir zur Verfügung stehenden Exemplaren anlangt, so müssen wir zwischen den großen Bruchstücken von Station 257 und den kleineren Kolonien von Station 256 und 265 unterscheiden. Bei den ersteren Stücken liegen die großen Ascidiozooide sehr dicht, in einer frappierend regelmäßig staffelförmigen Anordnung, und dabei natürlich so, daß ihre Ventralseiten alle nach einer Richtung zeigen. Dasselbe konstatierte schon HERDMAN bei den großen Bruchstücken vom „Challenger". Die Ascidiozooide sind alle erwachsen und gleich groß; ich konnte zwischen ihnen auch nicht eine einzige Knospe oder ein jüngeres Einzeltier auffinden. Die Knospung war also jedenfalls bereits zum Stillstand gekommen, ein Beweis für das hohe Stockalter, und die Tiere waren ausschließlich noch geschlechtlich tätig, wofür die geradezu riesenhaften Eier sprechen, mit denen sie ausgestattet erscheinen. Bei vielen dieser Ascidiozooide mit solchen in Furchung begriffenen Rieseneiern ist der Hoden zerfallen, was für die schon oben gemachte Annahme der männlichen Vorreife dieser Art spricht.

Ganz anders liegen die Verhältnisse in den beiden kleineren Stöcken. Hier sind die Ascidiozooide locker verteilt, und zwar Knospen, junge und alte Einzeltiere bunt durcheinander. Alle älteren Ascidiozooide tragen mehr oder weniger zahlreiche Knospen an länger oder kürzer ausgezogenen Stoloröhren (vgl. Textfig. 5); weder Hoden noch Eier sind reif. Während also die Ascidiozooide der alten Stöcke in der Periode der geschlechtlichen Tätigkeit standen, lagen die Individuen der jüngeren noch ausschließlich dem Knospungsgeschäfte ob (vergl. oben S. 308 ff.).

Ueber die Organisation der Ascidiozooide von *P. spinosum* wurden die ausführlichsten Angaben neuerdings von FARRAN gemacht. Meine bei der Bearbeitung der Pyrosomen für BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches bereits vor dem Erscheinen seiner Darstellung gemachten, allerdings zerstreuten Angaben (über die Stockbildung, das Muskel- und Nervensystem und anderes) scheinen dem Forscher unbekannt geblieben oder erst nach Abschluß seiner Arbeit in die Hände gelangt zu sein.

Was die Beschreibung des *P. indicum* von BONNIER und PEREZ anlangt, so ist dieselbe zwar ausführlich, aber so allgemein gehalten, daß aus ihr jedenfalls keineswegs zu erfahren ist, worin das Charakteristische und Unterscheidende von *P. indicum* gelegen ist. Vielmehr passen alle Angaben, wie sich noch zeigen wird, ohne Ausnahme so genau auf *P. spinosum*, daß, falls die Autoren nicht eine noch detaillierte Beschreibung und besonders eine Zeichnung geben, vorläufig nichts anderes als die Annahme übrig bleibt, es handele sich um *P. spinosum*.

Leider enthält auch die Beschreibung, welche FARRAN (1906) dem kleinen, 1,5 cm langen

Stöckchen widmet, keine einzige Angabe, aus der mit Sicherheit hervorginge, daß diese junge Kolonie wirklich *P. spinosum* zugehört. Es passen vielmehr viele Merkmale (die Zahl der Kiemenspalten [24], der Rückenzapfen [7], die vier großen Mantelfortsätze an der gemeinsamen Cloacalöffnung, die Anordnung der Ascidiozooide in [16] vertikalen Reihen, „between each row is a thin vertical ridge with a fine crenulated edge rising in places into a low crest") ebenso auf *P. Agassizi,* welches dem Autor zu dieser Zeit offenbar noch nicht bekannt sein konnte. Die zuletzt genannten Manteleigentümlichkeiten sind jedenfalls bis jetzt nur bei *P. Agassizi* konstatiert worden, aber selbstverständlich könnten sie ja bei der großen Verwandtschaft beider Arten auch an den jugendlichen Kolonien von *P. spinosum* auftreten. Jedenfalls bleibt die Artzugehörigkeit dieser Kolonie meines Erachtens vorläufig unsicher.

Die Angaben der Autoren über die Größe der Ascidiozooide werden natürlich nicht übereinstimmen können. Sie mußten vielmehr verschieden ausfallen, je nachdem jüngere oder ältere Tiere vorlagen; deshalb wird man diesen Zahlen auch nur untergeordnetere Bedeutung beilegen dürfen. Herdman nennt die Ascidiozooide „large conspicuous" und giebt ihre Länge mit 1—1,2 cm an, Bonnier und Perez maßen 3 mm in der Breite und ungefähr 7 mm in der Länge, Farran giebt die Wandstärke der Kolonie (= der Länge des Einzeltieres) mit 6 mm an. Die größten Tiere der Bruchstücke, welches die „Valdivia" erbeutete, besitzen die stattliche Länge von 18 mm, wobei allerdings auf den Rumpf (Kiemendarm) nur 11, auf die Cloake aber allein 7 mm entfallen (Taf. XLII, Fig. 1).

Was die Form des Ascidiozooidenleibes anlangt, so nennen sie Bonnier und Perez regelmäßig elliptisch; damit deckt sich auch die Gestalt des von Farran (1909, Pl. VII, Fig. 1) gezeichneten Individuums. In beiden Fällen handelt es sich offenbar um jüngere Tiere. Die in meiner Zeichnung (Taf. XLII, Fig. 1) eines alten Individuums zum Ausdruck kommende Gestalt weisen sämtliche Ascidiozooide der großen Bruchstücke auf, und es geht beim Vergleich mit den von Farran gezeichneten Individuen hervor, daß im Alter eine gewaltige Längsstreckung des gesamten Körpers, ganz besonders aber der Cloake, erfolgt, die allein $^2/_5$ des übrigen langausgezogenen Rumpfes beträgt.

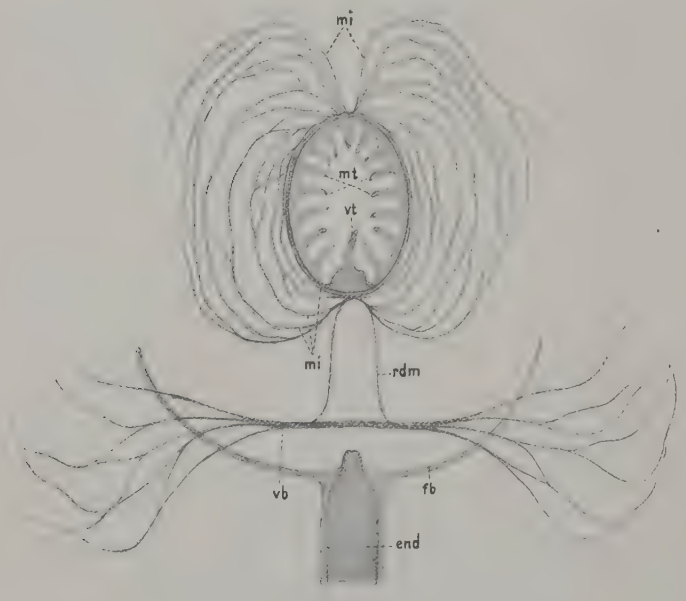


Fig. 12. Mundpartie von *P. spinosum.*

Die Organe des Kiemenapparates. Die kreisförmige, relativ weite Ingestionsöffnung ist wie bei *P. Agassizi* von einer nicht ganz konstanten Anzahl Mundtentakeln (außer dem längeren und dickeren Ventraltentakel) ziemlich regelmäßig umstellt (Textfig. 12). Ich zählte zumeist 15 Mundten-

takeln (außer dem Ventraltentakel); das würde mit der Angabe FARRAN's, „about sixteen in number", übereinstimmen. Wenn HERDMAN von den Mundtentakeln nichts erwähnt, so dürften sie vielleicht nicht erhalten gewesen sein.

Der lange Endostyl erscheint geradegestreckt, stabförmig, nur in seinem vordersten Abschnitt ist er scharf gegen den übrigen Teil nach aufwärts gebogen. Die Präbranchialzone des Kiemendarmes ist wieder recht kurz, ein Schlundrohr fehlt eigentlich, trotz der gewaltigen Längsstreckung des Körpers.

Der Flimmerbogen weist jene schon bei *P. Agassizi* hervorgehobene Besonderheit auf. Seine beiden Teile münden nicht an der Flimmergrube unter dem Ganglion, sondern verlaufen ebenfalls zu beiden Seiten des Nervenknotens weit nach hinten, um sich etwa im ersten Drittel zwischen Ganglion und Oesophagus im spitzen Winkel an der Stelle zu vereinigen, wo der erste Rückenzapfen entspringt.

Rückenzapfen zählte ich 22 (HERDMAN 10, BONNIER und PEREZ 7, FARRAN 12).

Die Kieme hat eine harfenförmige Gestalt. Die Zahl der Kiemenspalten beträgt bei meinen Individuen 50 (HERDMAN ungefähr 50, FARRAN 40), die der Längsgefäße oder Längsfalten etwa 42—46 (HERDMAN 30, FARRAN 30). Nicht von HERDMAN, wohl aber von BONNIER und PEREZ und von FARRAN wird die ungewöhnliche Lage der Kiemenspalten und Längsbalken hervorgehoben, und ich selbst suchte bereits in BRONN, III, Supplt. II, S. 67 diese Besonderheit aus der ontogenetischen Entwickelung zu erklären. Bekanntlich verlaufen bei allen Formen die Kiemenspalten in dorsoventraler Richtung. Nur bei *P. Agassizi* erscheinen sie schräg gestellt, bei *P. spinosum* verlaufen sie parallel zur Längsachse des Körpers, ziehen also in der Richtung der beiden Körperöffnungen, die „Längsfalten" stehen natürlich (schräg) dorsoventral, von vorn-oben nach hinten-unten. Diese abweichende Lage hat, wie die ontogenetische Entwickelung zeigt (Textfig. 5), ihren Grund in dem später einsetzenden enormen Längenwachstum in der Richtung der Körperöffnungen, wodurch die ursprünglich wie bei allen Formen dorso-ventral angelegten Perforationen gleichsam „umgelegt" werden. Auch in der ontogenetischen Entwickelung von *P. Agassizi* findet sich ein solches Stadium (vgl. Textfig. 6 *V*) mit median verlaufenden Falten. Durch späteres Wachstum in dorsoventraler Richtung werden die Spalten jedoch wieder aufgerichtet.

Es scheint also, als ob das Gesetz, daß die Kiemenspalten stets senkrecht auf dem Endostyl stehen, hier im entwickelten Ascidiozooid keine Geltung hätte. Thatsächlich verlaufen auch die Kiemenspalten im späteren Alter nur zu dem vordersten, stark gekrümmten Teile des Endostyls rechtwinklig.

Der Verdauungstraktus erscheint in seiner Lage und Stellung zum Tierkörper von der eben besprochenen Besonderheit in der Lage der Kiemenspalten natürlich beeinflußt. Er liegt zunächst nicht, wie sonst stets, an der Hinterseite, sondern eigentlich an der Ventralseite des Körpers, und die U-förmige Darmschleife steht nicht senkrecht auf der Medianlinie des Körpers, sondern liegt in derselben. Da aber eben bei den erwachsenen Tieren auch die Kiemenspalten in der Mediane verlaufen, herrscht auch hier zwischen Darmtraktus und Kiemenspalten dieselbe Lagebeziehung wie bei den übrigen Arten: nämlich die Darmschleife parallel den Kiemenspalten. In der ontogenetischen Entwickelung werden Stadien durchschritten, wo der Darmtraktus (wie die Kiemenspalten) die bei den übrigen Arten herrschende Stellung zeigt.

Nur das später einsetzende enorme Längenwachstum in der Richtung der Mediane bringt es mit sich, daß zugleich mit den Kiemenspalten auch der Darmtraktus „umgelegt" wird. Die Größe des Darmtraktus entspricht der des Gesamtkörpers. Der Oesophagus ist besonders kurz und plump; der Enddarm wie bei *P. Agassizi* länger als bei den anderen Arten.

Bonnier und Perez berichten, daß die Ascidiozooide schön und lebhaft rot gefärbt waren. Farran nennt als Ursache, daß der Oesophagus hellrot, Magen und Darm grünlichbraun gefärbt waren. An Bord der „Valdivia" wurden von den auf Station 257 mit dem Trawl heraufkommenden Stöcken von *P. spinosum* nach dem Leben Farbenskizzen angefertigt. Nach diesen war nicht nur der ganze Darmtraktus lebhaft „dunkelfeuerrot", sondern auch die Kiemen waren „blaßrot" gefärbt. Leider sind weder bei den in Flemming noch bei den in Sublimat und Alkohol konservierten Stöcken die Pigmente erhalten.

Die Cloacalhöhle der alten Tiere ist enorm lang schlotförmig ausgezogen und macht zwei Fünftel der ganzen Körperlänge aus. In dieser Hinsicht wird *P. spinosum* von keiner anderen Pyrosomenart übertroffen. Im hinteren Teile, der ventralen schlitzförmigen Oeffnung gegenüber, erscheint das Cloacalrohr mediodorsal gekielt, im Querschnitt also dreieckig (Taf. XLII, Fig. 3). Wenn Farran berichtet, daß der Cloacalraum in jungen Individuen sogar ein Drittel der ganzen Länge ausmache, so dürfte hierin eine auch bei den übrigen Arten zu beobachtende Erscheinung liegen. In alten Stöcken wachsen die jungen, eben fixierten Ascidiozooide immer rasch auf die Länge der Wandstärke der Kolonie heran, und zwar dadurch, daß Schlundrohr und besonders Cloake sich lang ausziehen, worauf an den Enden beider Organe der Cellulosemantel sich trichterförmig einsenkt und durchbricht. Durch diese Längsstreckung treten vorübergehend Körperumrisse an den jungen Individuen auf, die der Art ganz fremd sind (vgl. Bronn, III, Supplt. II). Bei den erwachsenen Ascidiozooiden fand Farran die Cloake „small".

Die Cloacalöffnung bedarf besonderer Erwähnung. Zunächst ist ihr hinterstes Ende ebenfalls wie bei *P. Agassizi* mit einem dreieckig-zipfelförmigen dorsalen Anhang ausgezeichnet (Taf. XLII, Fig. 1, 3), der wieder eine Fortsetzung beider Körperwandungen darstellt, also einen Teil der primären Leibeshöhle einschließt und nicht etwa nur aus Mantelgallerte besteht. Von den Autoren, welche *P. spinosum* untersuchten, ist er bisher übersehen worden. Das Bemerkenswerteste an der Cloacalöffnung von *P. spinosum* aber dürfte sein, daß sie nicht nur den hintersten Teil, sondern auch ein Stück der Ventralseite des Cloacalrohres einnimmt. Mit anderen Worten, die Cloacalöffnung ist schlitzförmig, oder vielleicht besser noch birnförmig (pearshaped, Farran), wobei die „birnförmige" Erweiterung den Endteil, der schlitzförmige Teil die Ventralseite des Cloacalrohres einnimmt. Beide Teile stehen aber nahezu senkrecht aufeinander, d. h. die gesamte Cloakenöffnung erscheint rechtwinklig geknickt. Ich gestehe, daß es mir einige Mühe machte, am erwachsenen Tiere über diese ungewohnten Verhältnisse Klarheit zu bekommen. Das nachfolgende Studium der Entwickelung der Cloakenöffnung hätte das Verständnis wesentlich erleichtert. Die Cloacalöffnung entsteht nämlich wie bei den übrigen Arten dadurch, daß innerhalb des Cloacalsphincters die beiden Körperwände miteinander verwachsen und dann durchbrechen. Während aber bei allen anderen Arten diese Oeffnung kreisförmig innerhalb des geschlossenen Ringmuskels verbleibt, schreitet bei *P. spinosum* auf den weiteren Stadien die Durchbrechung entlang des proximalwärts offenen Muskels fort und wird schlitz-birnförmig. Während der Bildung bleiben mehrfach noch Hautbrücken zwischen beiden Rändern vorüber-

gehend bestehen. Der gesamte schlitzförmige Durchbruch liegt dabei noch in einer Ebene; erst später wird, offenbar durch stärkeres Wachstum der Ventralwand der Cloake, der Schlitz geknickt.

Merkwürdig ist nun der Umstand, daß der ventral gelegene schlitzförmige Teil der Cloakenöffnung dadurch unwirksam wird, eigentlich in Wegfall kommt, daß der Cellulosemantel ihn verschließt. Thatsächlich tritt nur der etwa senkrecht auf dem Cloacalrohr stehende und mit dem zipfelförmigen Auswuchs versehene rundliche Endteil der Cloacalöffnung als wirkliche „Oeffnung" aus dem Mantel heraus.

Auch bei *P. spinosum* ist wie bei *P. Agassizi* das Muskelsystem dasjenige Organsystem, welches am abweichendsten, aber auch am imponierendsten in die Erscheinung tritt. Alles, was bei *P. Agassizi* in dieser Beziehung verwirklicht ist, erscheint hier ins Extrem getrieben.

Der Mundsphincter erweist sich nach außen zu zum Teil in eine Anzahl (etwa bis 9) Muskelfäden aufgefasert (Textfigur 12). Sie scheinen gewissermaßen dorsal und ventral aus dem Sphincter zu entspringen. Während aber dorsal die Fäden alle unmittelbar aus dem Ringmuskel entspringen, zweigen ventral meist die äußersten aus einem gemeinsamen Aste ab und nur 2—3 innere gehen direkt ab. Die Aestchen anastomosieren seitlich mehrfach miteinander, die äußersten Fasern endigen meist frei. Um auch die Muskelfasern der Mundtentakeln auffinden zu können, dürfte der Erhaltungszustand meines Materiales nicht ausgereicht haben.

Ventral steht dieses Sphinctermuskelsystem wieder durch einige Radiärfäden mit dem ventralen Bündel des „lateralen" Muskelsystems in Verbindung. Die horizontale Lage dieses Bündels ist die gleiche wie bei *P. Agassizi*, nur dicker erscheint es und aus 4 Aesten zusammengesetzt, von denen der dorsale der stärkste ist. Sie greifen, dichotom verästelt und miteinander anastomosierend, auf die Flanken des Körpers über.

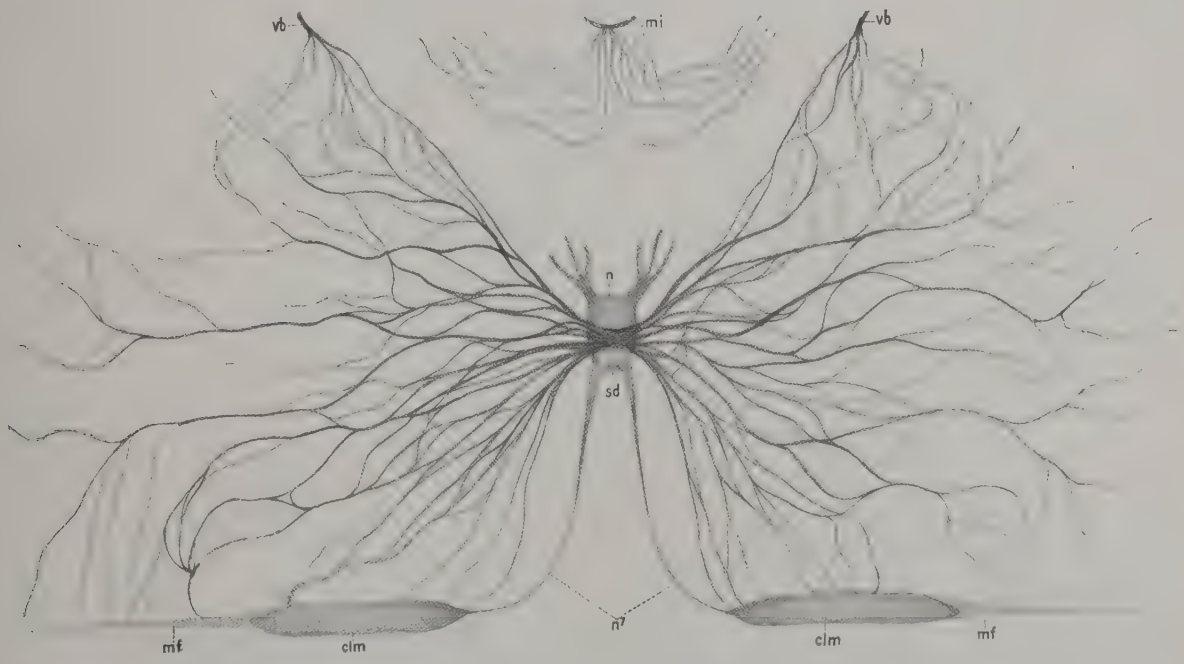


Fig. 13. Dorsalmuskelbündel eines alten Ascidiozooids von *P. spinosum* (flächenförmig ausgebreitet, von der Dorsalseite betrachtet).

Das dorsale Bündel weist entschieden die imponierendste Ausbildung auf (vergl. Textfig. 13 und Taf. XLII, Fig. 1). Da handelt es sich um ein außerordentlich starkes, unmittelbar vor dem Ganglion liegendes und median verwachsenes Faserbündel, aus dem bis zu 12 einzelne starke Zweige herauswachsen, welche, vielfach sich verzweigend und wieder miteinander verbindend, auf die Flanken des Körpers (ja bis auf die Bauchseite, an den Endostyl heran) ausstrahlen, so daß das ganze vordere Drittel des Rumpfes mit Fasern wirr bedeckt wird. Nun stehen auch einerseits die Fasern der ventralen Gruppe mit denen der dorsalen vielfach in Verbindung, und zahlreiche Aeste der dorsalen Gruppe treten andererseits an den Cloakenmuskel heran. Da nun aber das ventrale Muskelbündel auch mit dem radiären verbunden ist, so steht also bei *P. spinosum* der gesamte Muskelapparat des Vorderkörpers, Mundsphincter, Dorsoventrolateralsystem und Cloakenmuskel im Zusammenhang. Was die Funktion des lateralen Muskelsystems anlangt, so dürfte, wie schon bemerkt, dasselbe zweifellos bei dem Ausstoß des Atemwassers in die Cloake beteiligt sein und damit den Cloakenmuskel in seiner Wirkung unterstützen. Jedenfalls hängt die Ausbildung dieses extravaganten Muskelapparates bei *P. spinosum* wohl mit der enormen Größe der Tierstöcke (bis 4 m) zusammen.

Der Cloakenmuskel liegt als kurzer, spindelförmiger Hohlmuskel von gewaltiger Dicke im ersten Drittel des Kiemenkorbes über dem Peribranchialraume. Er ist zusammen mit dem lateralen Muskelsystem von keinem der Forscher übersehen worden, aber nur Farran spricht ihn mit Recht für den Cloakenmuskel an, während, wenn ich recht verstehe, Bonnier und Perez nur konstatieren, daß der Cloakenmuskel fehlt und ein breites Muskelband auf dem Peribranchialraume liege.

Der Sphincter der Cloacalöffnung ist ebenfalls wie bei *P. Agassizi* nicht ringförmig geschlossen, sondern ventral offen. Er liegt dem hintersten Ende der Cloake als ein mächtiges, halbmondförmig verbreitertes Muskelband auf, das sich proximal lang und dünn bis an den Anfang der Cloacalöffnung auszieht[1]). Der Verlauf der Fasern der halbmondförmigen Verbreiterung ist aus der Zeichnung Fig. 3, Taf. XLII ersichtlich.

Das Nervensystem zeigt genau dieselben interessanten Eigentümlichkeiten, die bei *P. Agassizi* ausführlich erörtert wurden. Bonnier und Perez zitieren nur den mächtigen (7.) Nervenast, der den Cloakenmuskel innerviert, während Farran nur diesen und den 5., zum Muskel der Cloakenöffnung ziehenden Nerven erwähnt. Wie es sich mit jenen Nervenendigungen des 7. Nervenpaares am Cloacalmuskel bei den mit Mantelgefäßen ausgestatteten Ascidiozooiden von *P. spinosum* verhält, vermag ich freilich nicht zu sagen, da ich nirgends mehr in den Bruchstücken Mantelgefäße beobachtet habe.

Die elliptischen Leuchtorgane zu beiden Seiten der Mundöffnung bieten nichts Besonderes. Wieder liegt aber wie bei *P. Agassizi* zu beiden Seiten der Cloacalöffnung, dort, wo der ventrale Schlitz sein Ende erreicht, je eine Gruppe durchaus gleicher Zellen, die auch Farran bei seinen Ascidiozooiden beobachtete. Er hält sie ebenfalls für Leuchtorgane, wie ich es für dieselben Bildungen bei *P. Agassizi* schon aussprach. Es dürfte daran auch kaum zu zweifeln sein.

1) Bonnier und Perez (1902, S. 1239) kennzeichnen den Muskel der Egestionsöffnung mit folgenden treffenden Worten: „L'orifice du siphon cloacal est muni d'une large bande musculaire en forme de croissant, dont la plus grande largeur correspond à la ligne médio-dorsale, et dont les cornes s'atténuent vers le côté ventral, donnant à l'orifice cloacal une forme assez compliquée."

Das blutbildende Organ liegt bei *P. spinosum* ebenfalls nicht im dorsalen Blutsinus, sondern um den Darmtraktus herum.

Die Geschlechtsorgane von *P. spinosum* sind von allen Autoren beobachtet worden, die Angaben hierüber aber recht spärlich. Herdman stellte „certainly over twenty" Hodenläppchen fest, Bonnier und Perez konstatierten nur, daß die Geschlechtsorgane unmittelbar bei der Darmschlinge liegen und keine Hervorbuchtung der Körperwand bedingen. Farran konnte nur in einzelnen Zooiden ein Ovar mit einem Ei beobachten, den Hoden dagegen nicht auffinden.

P. spinosum unterscheidet sich in Bezug auf die relative Lage und die Ausbildung der Geschlechtsorgane von allen anderen bisher bekannten Pyrosomenarten.

Die Geschlechtsorgane liegen bei den übrigen Arten bekanntlich ventral und etwas nach hinten vom Verdauungstraktus, das Ovar stets rechts vom Hoden. Bei *P. spinosum* ist dagegen der Hoden dicht hinein zwischen Magen und Enddarmschleife getreten, das Ovar aber ein ganzes Stück hinter den Darmtraktus, in die Nähe des Afters, gerückt (Taf. XLII, Fig. 1, 2).

Damit hängen wohl wieder die Abweichungen in der Ausbildung zusammen. Weil Hoden und Ovar weit voneinander abstehen, die Ausführgänge beider Organe aber immer sehr nahe bei einander liegen, erscheint der Samenleiter über die Ventralseite des Darmtraktus hinweg außerordentlich lang ausgezogen. Die Form des Hodens kehrt wohl auch nicht wieder. Er stellt eine mächtige, die Bauchwand hervorwölbende Halbkugel dar, an der weit über 100 relativ kurze Hodenläppchen von einem Mittelpunkte radial ausstrahlen.

Das Ovar trägt an seiner inneren Seite einen kurzen, basal erweiterten, dickwandigen Ovidukt, der dicht neben dem Samenleiter mündet. In jüngeren Ascidiozooiden (Taf. XLII, Fig. 2) setzt sich das Ovar auch proximal in einen dünnen, am Samenleiter hinziehenden Strang bis zum Stolo fort. Es ist der letzte Rest der ehemaligen Verbindung der Geschlechtsorgane mit dem Geschlechtsstrange (*g'* Fig. 2, Taf. XLII). In gewissen alten Ascidiozooiden ist der Hoden in Zerfall begriffen, während das gefurchte Ei eine geradezu gewaltige Dotterkugel darstellt.

Die Reifungsverhältnisse der Geschlechtsdrüsen wurden oben schon erörtert. Die Art ist höchst wahrscheinlich männlich vorreif.

Angesichts der vielen übereinstimmenden Merkmale zwischen *P. Agassizi* und *spinosum* erscheint vielleicht die Frage nicht überflüssig, ob etwa gar beide Arten zu einer zusammenzuziehen seien. Vergleicht man die von mir Taf. XLI, Fig. 8 und Taf. XLII, Fig. 1 dargestellten Ascidiozooide beider Arten miteinander, so möchte man wohl keinen Augenblick im Zweifel sein, daß es sich hier um verschiedene Formen handle, denn Körperform und Größe beider Individuen sind ja grundverschieden. Allein es muß betont werden, daß die wiedergegebene Form von *P. Agassizi* höchst wahrscheinlich nicht die definitive sein wird; denn die ältesten Ascidiozooide dieser Art zeigen auch nicht eine Spur von Geschlechtsorganen, ja nicht einmal bläschenförmige Keimzellen lassen sich, wie ich im entwickelungsgeschichtlichen Teile schon hervorhob, auf irgend einem Stadium im Geschlechtsstrange nachweisen, während wir doch bei allen anderen Arten, einschließlich *P. spinosum*, den Geschlechtsstrang auf allen Stadien mit Eizellen vollbepackt beobachten. Thatsächlich zeigen nun auch die alten Ascidiozooide des größten, 111 cm langen Stockes von *P. Agassizi* aus der Sammlung des Fürsten von Monaco eine

langgestreckte, an *P. spinosum* erinnernde Körperform, und dies wieder bei vollständigem Mangel an Geschlechtsorganen, wodurch KRÜGER (1912), der Bearbeiter des Materials, bestimmt wurde, diese Stöcke eben *P. Agassizi* zuzurechnen.

Wenn so einerseits die Körperform von *P. Agassizi* mit zunehmendem Alter der von *P. spinosum* sich nähert, so muß andererseits konstatiert werden, daß wir die Körperform der Ascidiozooide von *P. spinosum* in jungen Kolonien noch nicht kennen.

Hinsichtlich der Körperform würden die Individuen von *P. spinosum* bezw. *P. Agassizi*, wie sie von mir Taf. XLII, Fig. 1 (ein keulenförmiges *P. spinosum*), von KRÜGER (1912) Pl. II, Fig. 7 (ein fischähnliches *P. Agassizi*), von FARRAN (1906) Pl. VII, Fig. 1 (ein birnförmiges *P. spinosum*) und von mir Taf. XLI, Fig. 8 (ein elliptisches *P. Agassizi*) gezeichnet wurden, eine lückenlose Reihe darstellen. Während aber eben weder KRÜGER in den langgestreckten, noch ich in den elliptischen Individuen (von *P. Agassizi*) Geschlechtsorgane entdecken konnten, besitzen die großen Tiere von *P. spinosum* von der „Valdivia" alle mächtig entwickelte Hoden und Ovarien, die von FARRAN beschriebenen nur vereinzelt ein Ovar.

Dieser Unterschied hinsichtlich der Geschlechtsorgane muß natürlich einmal schwinden, denn wir müssen doch annehmen, daß die Ascidiozooide von *P. Agassizi* einmal geschlechtsreif werden, wenn sie nicht eben nur, wie eingewendet werden könnte, die Jugendformen von *P. spinosum* sind. Das halte ich jedoch aus folgendem Grunde für nicht wahrscheinlich: Die Stolonen bezw. jüngsten Knospenstadien aus dem etwa 15 cm langen, nicht gut erhaltenen Stocke von Station 265 besitzen unzweifelhaft Eizellen (in erwachsenen Ascidiozooiden konnte ich wegen des schlechten Erhaltungszustandes nichts erkennen); aber weder in den Stolonen, noch in den Knospen oder erwachsenen Ascidiozooiden des größten, 17 cm langen Stockes von *P. Agassizi* sind im Geschlechtsstrange Eizellen zu beobachten. Wenn aber in den jüngsten Individuen eines kleineren Stockes allenthalben Geschlechtszellen zu beobachten sind, in den ältesten Tieren des älteren und längeren sie dagegen absolut fehlen, so möchte man annehmen, daß es doch zwei nahe verwandte Formen gäbe, die sich aber durch die Entwickelung der Geschlechtszellen unterscheiden und nur danach auch vielleicht zu unterscheiden sind. Ich benutzte jedenfalls nur dieses Merkmal (indem ich junge Knospen herauspräparierte, färbte, aufhellte und mit starken Vergrößerungen untersuchte), um 5 mittelgroße (7—11 cm lange Stöcke), bei denen ich wegen ihres schlechten Erhaltungszustandes an den Ascidiozooiden nicht zwischen *P. Agassizi* und *spinosum* unterscheiden konnte, als *P. Agassizi* zu diagnostizieren. Auf andere Weise war es mir unmöglich, die 5 Stöcke für die eine oder andere Art zu erklären. Wer aber diesen Unterschied als nicht ausreichend ansehen möchte, der müßte mindestens die von FARRAN beschriebenen Individuen von *P. spinosum* auf Grund der Form für geschlechtsreif gewordene Ascidiozooide von *P. Agassizi* und die von KRÜGER gezeichneten Tiere von *P. Agassizi* für solche von *P. spinosum* erklären; denn KRÜGERS *Agassizi*-Form steht meinem *P. spinosum* viel näher als RITTERS und meinem *P. Agassizi*, und FARRANS *P. spinosum* hat äußerlich mehr Aehnlichkeit mit RITTERS *P. Agassizi* als mit alten Tieren von *P. spinosum*.

Vergleicht man freilich genauer das von mir Taf. XLI, Fig. 8 gezeichnete elliptische *P. Agassizi* mit dem von FARRAN (1909, Taf. VII, Fig. 1) dargestellten birnförmigen *P. spinosum* aus einem Stocke mittleren Alters (85 cm Länge), so bleiben allerdings auch hier die charakte-

ristischen Unterschiede bestehen. Sie liegen erstlich in der Cloakenhöhle und der Cloacalöffnung. Bei meinen Individuen von *P. Agassizi* ist die erstere, was ich als besonders eigentümlich betrachtete, auffällig kurz und ihre Oeffnung sehr breit (Taf. XLI, Fig. 6, 8). *P. spinosum* aber besitzt auch bei dem FARRAN'schen Individuum einen längeren Cloakenraum und die eigentümlich birnförmige, auf die Ventralseite spaltförmig übergreifende Oeffnung. Weitere Unterschiede stellen die Lage der Kiemenspalten und (damit im Zusammenhange) die des Darmtraktus dar.

Nun aber zeigen andererseits wieder die von KRÜGER gezeichneten Individuen von *P. Agassizi* auch eine längere Cloake (über die Oeffnung derselben ist aus der Zeichnung genaueres nicht zu entnehmen), so daß schon darin, und ferner auch durch die Lage der Kiemenspalten und des Darmtraktus diese Individuen eine vollkommene Mittelform zwischen den von FARRAN und von mir gezeichneten Ascidiozooiden von *P. spinosum* darstellen.

Was die übrigen Merkmale anlangt, z. B. hinsichtlich des Muskel- und Nervensystems, der Mantelfortsätze, Mundtentakeln u. s. w., so sind nur graduelle Unterschiede zwischen beiden Formen vorhanden. Ganz besonders für das Muskelsystem gilt, daß *P. spinosum* alle jene Eigentümlichkeiten in extremer Ausbildung aufweist, welche *P. Agassizi* in mäßiger Entwickelung besitzt.

Nach alledem dürfte jedenfalls auf Grund der bisher gemachten Funde schwer zu entscheiden sein, ob *P. spinosum* und *Agassizi* zwei selbständige, wohl zu unterscheidende Arten oder nur verschiedene Alters- und Entwickelungsstadien einer Species darstellen. Die Entscheidung werden neue Funde, insbesondere von jüngsten Stöcken, bringen müssen.

Oben wurde bemerkt, daß vielleicht die „Pyrosomata fixata" die ursprünglicheren seien. Ich möchte folgende Gründe dafür anführen: Sie haben keine wanderungsfähigen Knospen. Die Fähigkeit der Knospenwanderung mittels Phorocyten aber dürfen wir wohl als später erworbene Eigenschaft betrachten. Wir finden sie meines Wissens nicht bei den Ascidien, wohl aber bei den Dolioliden *(Anchinia, Dolchinia, Doliolum)*. Ferner die Eigentümlichkeit, daß die beiden Hälften des Flimmerbogens sich erst hinter dem Ganglion, auf der Rückenseite, vereinigen, ist von SLUITER bei *Ascidia sabulosa* (vergl. BRONN, III, Suppl., S. 338 Anmerkung) beobachtet worden. Auch den Besitz von zwei Mantelgefäßen, durch den alle Individuen (soweit sie überhaupt solche entwickeln), ausgezeichnet sind (während bei den übrigen Arten nur die vom Cyathozooid geknospten Primärascidiozooide zwei solche führen), möchte ich für ursprünglich ansehen.

Diagnose: Länge des Stockes bis 4 m, kegelförmig, dünn.

Körper langgestreckt, birn- bis keulenförmig; Länge bis 18 mm. Endostyl im vorderen Teil stark gekrümmt, im hinteren geradegestreckt, stabförmig. Kiemenspaltenfeld harfenförmig. Kiemenspalten bis 50, längs verlaufend. Längsgefäße bis 46, schräg dorsoventral verlaufend, Dorsaltentakeln bis 22, Mundtentakeln 15 (außer dem Ventraltentakel), Darmtraktus der Ventralseite längs anliegend. Bis 9 Muskelfäden um den Mundsphincter. Ventralmuskelbündel 4, Dorsalmuskelbündel bis 12 Aeste, die das erste Drittel des Kiemenspaltenfeldes wirr bedecken und mit den Fasern des ventralen Bündels und dem Cloakenmuskel zum Teil in Verbindung stehen. Cloakenmuskel kurz und stark, spindelförmig. Cloake sehr lang, schlotförmig;

Cloacalöffnung birnförmig, geknickt, der schlitzförmige Teil auf der Ventralseite gelegen und vom Mantel verschlossen. Muskel der Cloacalöffnung dorsal halbmondförmig verbreitert. Hoden zwischen Magen und Enddarm gelegen, aus weit über 100 kurzen, radial angeordneten Hodenläppchen bestehend; Ovar hinter dem Darmtraktus gelegen. Hoden reift vor dem Ei.

2. Pyrosomata ambulata.

Knospen nach der relativ frühzeitigen Abschnürung mittels Phorocyten im Mantel basalwärts bis zu ihrer definitiven Festsetzung wandernd. Primärascidiozooide je 2, alle übrigen Ascidiozooide je ein Mantelgefäß. Cloacalmuskel über der Cloake gelegen. Schlundrohr von 2—3 Zirkulärfäden umgeben. Sphincter der Egestionsöffnung ringförmig geschlossen. Nur ein Mund-(Ventral-)tentakel. Vereinigung der beiden Hälften des Flimmerbogens in der Flimmergrube unter dem Ganglion. Flimmergrube der Unterseite des Ganglions anliegend. Blutbildendes Organ im dorsalen Blutsinus gelegen. Nur zwei Leuchtorgane zu beiden Seiten der Mundöffnung. Geschlechtsorgane ventral hinter dem Darmtraktus.

a) *Pyrosoma verticillatum* n. sp.

Hierzu Taf. XLI, Fig. 1 u. 2; Taf. XLIV, Fig. 1, 3, 4.

Diese neue Art wurde von der „Valdivia“ im tropischen Indischen Ocean auf 9 Stationen (217, 218, 221, 223, 226, 228, 232, 233, 235) gefischt. Es sind im ganzen gegen 65 kleinere bis 3 cm große Stöckchen, die durch ihre Form, besonders aber durch die regelmäßige Anordnung der Einzeltiere schon dem unbewaffneten Auge sofort auffallen.

Mit Ausnahme der größten 3 cm langen zeigen alle Kolonien Eiform; und die Ascidiozooide sind in unter sich parallelen Ringen oder Etagen angeordnet, die streng in horizontaler Ebene (also senkrecht zur Stockachse) verlaufen und durch relativ breite Zwischenstücke aus Mantelgallerte getrennt sind, in denen nie ausgebildete Einzeltiere, sondern höchstens auf Wanderung befindliche Knospen vereinzelt zu beobachten sind. Auch in dem großen Stöckchen erscheint durch sämtliche 20 Etagen hindurch diese höchst charakteristische Anordnung aufrecht erhalten und nicht durch ein einziges Ascidiozooid gestört.

Die Manteloberfläche ist glatt (wie bei *P. atlanticum*) und zeigt keinerlei Fortsätze, sondern erweist sich im Gegenteil regelmäßig grubig vertieft durch die trichterförmigen Einsenkungen der Mantelgallerte, die zu den Ingestionsöffnungen der Ascidiozooide führen.

Die größten Einzeltiere sind 2,5—2,7 mm lang, 2,7—3 mm hoch. Die Zahl der Kiemenspalten beträgt meist 21, die der Längsfalten des Kiemenkorbes fast immer 11, Rückenzapfen sind 4 oder 5 vorhanden. Der Endostyl erscheint mäßig ventral, die Stirn- und Rückenfläche dagegen stark dorsal vorgewölbt. Ein Schlundrohr fehlt. So wird das Tier höher als lang und erhält seine runde, an *P. Agassizi* (oder an *Anchinia*) erinnernde Form. Der Darmtraktus ist mäßig nach hinten geneigt, der Oesophagus stark gewölbt.

Der aus 12—15 geschwungenen Läppchen bestehende Hoden liegt nicht wie bei allen anderen Arten an der ventralen, sondern an der hinteren Körperwand, dieselbe schwach buckelförmig hervorwölbend. Es erscheinen deshalb die Hodenläppchen nicht wie gewöhnlich nahezu parallel mit den Kiemenspalten, sondern senkrecht dazu gelagert. Die Art ist weiblich vorreif (siehe oben S. 308 ff.).

Der Cloacalraum ist außerordentlich kurz, die Cloacalöffnung sehr groß und und weit, so daß die mediane Partie der Leibeshöhle mit dem Darmtraktus sogar etwas aus dem Cloakenraume hervortritt. Der Cloacalmuskel ist sehr lang.

Charakteristisch für *P. verticillatum* sind also die trichterförmigen Einsenkungen der sonst glatten Manteloberfläche, die Höhe der Einzeltiere, die Lage des Hodens an der hinteren Körperwand, die außerordentliche Kürze und weite Oeffnung der Cloakenhöhle (wie sie wohl nur noch *P. Agassizi* zeigt), und in ganz besonderem Maße die Anordnung der Ascidiozooide zu regelmäßigen Ringen oder Etagen.

Ich weiß sehr wohl, daß hinsichtlich des letzteren Merkmales eingewendet werden könnte, es bestehen auch die jüngeren, etwa bis 1 cm langen Stöckchen aller Arten (vielleicht nur mit Ausnahme von *P. Agassizi* und *spinosum*) aus regelmäßigen Ringen oder Etagen von Ascidiozooiden.

Das Material der „Valdivia“ birgt eine sehr große Anzahl solcher kleiner, prachtvoll erhaltener Kolonien, von denen unten noch die Rede sein wird. Aber weder die jüngsten ein- und zweireihigen (siehe unten), noch die mehrreihigen Stöcke von *P. verticillatum* können etwa mit gleichaltrigen Kolonien von *P. atlanticum* oder *giganteum* verwechselt werden. Die Ringe liegen bei den letzteren Arten viel enger aneinander, so daß oft die Ascidiozooide des einen Ringes mit ihren Ventral- und Dorsalseiten ein Stück in die Zwischenräume zwischen zwei Ascidiozooide der benachbarten Ringe gerückt erscheinen (vgl. oben S. 295 ff.). Ferner wird die Regelmäßigkeit der reihenförmigen Anordnung zumeist schon früh dadurch gestört, daß sich neue Wanderknospen, vornehmlich der Ascidiozooide der ältesten Etagen, zwischen jüngeren fixieren (S. 300), anstatt am offenen Ende neue Ringe aufzubauen. Beides kommt, wenigstens bei den mir vorliegenden Kolonien von *P. verticillatum*, nicht vor. Die Abstände der einzelnen Etagen voneinander sind so groß wie bei keiner anderen Art. Es erscheinen die Ringe niemals ineinander geschoben, auch nicht am offenen Ende der Kolonie, wo sie ja stets enger beisammen liegen als an der Spitze, sie berühren sich nicht einmal. Und dann sieht man nie eine Wanderknospe in den breiten Mantelzwischenstücken sich fixieren, obschon dieselben im oberen Teile der Kolonie erheblich breiter sind, als eine wandernde Knospe hoch ist. Also Platz zum Festsetzen wäre hier zwischen den fertigen Ringen reichlich vorhanden, aber es geschieht nicht.

In dem Material sind gerade eine sehr große Anzahl (65 Stück) ebenfalls prachtvoll erhaltener, 5—12 mm langer Stöckchen von *P. atlanticum*, alle von Station 74, enthalten. Sie sind zunächst viel schlanker und kegelförmig, besitzen bei 12 mm Länge 6 mm im Durchmesser; 12 mm lange Kolonien von *P. verticillatum* messen dagegen 10 mm im größten Durchmesser. Die Ascidiozooide in den Stöcken von *P. atlanticum* sind dann bei dieser Stocklänge viel kleiner und die Etagen eben viel dichter und die Regelmäßigkeit derselben bereits stark gestört. Die Manteloberfläche dagegen ist hier wie dort durchaus glatt und um die Ingestionsöffnungen trichterförmig vertieft.

In den gleich großen (etwa 1 cm langen) Stöckchen von *P. giganteum* erscheinen zwar

die Etagen noch viel regelmäßiger als bei *P. atlanticum*, die Tiere sind aber größer und anders gestaltet (siehe daselbst). Das Augenfälligste bei *P. giganteum* aber ist der Umstand, daß, obschon noch keine eigentlichen Mantelfortsätze ausgebildet sind, die Ascidiozooidringe schon bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge deutlich erkennbar an der Oberfläche der Kolonie wulstartig hervortreten. Der Grund liegt in der schon einsetzenden Verlängerung der Schlundrohre.

Noch ein Unterschied zwischen den jungen Stöckchen von *P. verticillatum* einerseits und *P. atlanticum* und *giganteum* andererseits sei hervorgehoben. Er betrifft die Entwickelung der Geschlechtsorgane. In den Stöcken von *P. verticillatum* bringt die Hauptmasse der Ascidiozooide zuerst die Eier, in denen von *P. giganteum* und *atlanticum* zuerst den Hoden zur Reife. *P. verticillatum* gehört, wie oben ausführlich erörtert wurde, zu den protogynen, *P. atlanticum* und *giganteum* zu den protandrischen Arten. Man findet also in kaum centimetergroßen Stöcken von *P. verticillatum* (und *P. aherniosum*) gelegentlich schon viele Embryonen, immer aber entwickelte, blasig aufgetriebene Eier, die mit der binokulären Lupe z. B. sofort erkennbar sind. In 1—3 cm großen Stöckchen von *P. atlanticum* und *giganteum* aber sind die Eier noch so klein und unentwickelt, daß sie nur mit stärkeren Vergrößerungen aufzufinden sind. Dieser Umstand kann sehr wohl zur Unterscheidung der genannten Arten dienen, besonders dann, wenn etwa die Ascidiozooide selbst schlecht erhalten sind, so daß man Einzelheiten nicht erkennen kann. Die Embryonen im rechten Peribranchialraum und blasige Eier sind auch in solchen Fällen stets noch zu erkennen [1]).

Auch die Ausbildung des Hodens kann als wichtiges Unterscheidungsmerkmal dienen, ganz besonders für sehr junge Kolonien. Es ist erstaunlich, in welch frühem Alter in den 4 Primärascidiozooiden (und den nächstältesten Tochtertieren) bei *P. verticillatum* die Entwickelung des Hodens (und des Eies, welches weiterhin allerdings sehr zurückbleibt, vergl. oben S. 310) anhebt. In Kolonien, bei denen eben die 2. Etage fertig ausgebaut ist, die also aus 12 Ascidiozooiden (4 primären und 8 sekundären in der 2. Reihe) bestehen und $3^1/_2$ mm lang sind, besitzen die 4 Primärascidiozooide bereits ein mit der binokulären Lupe (bei 16—20-facher Vergrößerung) deutlich erkennbares Hodenknöspchen. Diese Anlage ist etwa so groß wie in den Primärascidiozooiden von *P. atlanticum* aus einem 1 cm langen, 8—9-reihigen Stöckchen; in 3—5 mm langen Kolonien aber ist dann natürlich noch nichts davon zu erkennen. Es ist also möglich — eine lückenlose Serie solcher kleiner, 2- und mehrreihiger Stöckchen von *P. verticillatum* machte es mir zur Gewißheit — gelegentlich auf Grund der frühzeitigen Entwickelung vom Hoden die kleinsten, kaum $^1/_2$ cm großen Kolonien dieser Art herauszufinden. Andere specifische Artmerkmale bei diesen kleinsten Kolonien werden unten genannt werden.

Als ich unter dem Pyrosomenmaterial der Deutschen Tiefsee-Expedition die prachtvollen, schon bei oberflächlicher Durchsicht in die Augen fallenden Stöckchen von *P. verticillatum* zum ersten Male sah, zweifelte ich keinen Augenblick, *P. elegans* (Lesueur) vor mir zu haben; denn wenn irgend eine Form diese Bezeichnung verdient hätte, so könnte es nur die gewesen sein.

1) Die „Gazelle" erbeutete bereits auf ihrer Fahrt im Jahre 1876 an 3 Stationen 6 Stöckchen von *P. verticillatum*, wie ich aus dem jetzt im Berliner Zoologischen Museum befindlichen Material feststellen konnte. Die Kolonien sind nicht gut erhalten, die Ascidiozooide zum Teil sehr geschrumpft, so daß man, ungeachtet der Anordnung, einige dieser Stöckchen hätte für *P. atlanticum* halten können. Die Embryonen aber, von denen in einem Falle einige bis zur „Viererkolonie" entwickelt sind, schließen jeden Zweifel aus.

Allein das Studium der beiden Arbeiten von Lesueur überzeugte mich bald, daß davon keine Rede sein könne.

Wenn auch aus den Beschreibungen, welche die in Rede stehende Form in den beiden Arbeiten erfährt (vergl. auch Seeliger, 1895, S. 59), mit Sicherheit nichts für oder wider die Sache zu entnehmen ist, so schließen die beiden Zeichnungen (1813, Pl. V, Fig. 2, und 1815, Pl. I, Fig. 4) jeden Zweifel aus. In der ersteren wird eine kegelförmige Kolonie mit 6 Etagen älterer Ascidiozooide und einer 7., von jüngeren Tieren gebildeten dargestellt. Die einzelnen Etagen erscheinen durch breite granulierte Zwischenräume abgetrennt, und die Ascidiozooide tragen weit aus dem Stockkörper herausragende Mantelfortsätze. Es ist zu bemerken, daß die Zeichnung aus einer Zeit stammt, wo der Pyrosomenstock noch als ein Individuum betrachtet und nur „Tuberkel" (Mantelfortsätze bezw. Schlundrohre) an ihm beobachtet worden waren. Die andere Zeichnung von 1815 giebt eine sehr klare Darstellung von 2 Einzeltieren. Beide tragen wieder einen deutlichen dorsalen Mantelfortsatz. Diese letzteren in beiden Zeichnungen schließen völlig die Möglichkeit aus, daß *P. elegans* und *P. verticillatum* identisch seien, da *P. verticillatum* keine Spur von Mantelfortsätzen trägt. Es ist höchst wahrscheinlich, daß Lesueur (1813) in Fig. 2, Pl. V eine jüngere Kolonie von *P. giganteum* und in Fig. 4, Pl. I (1815) zwei jüngere Ascidiozooide derselben Species abgebildet hat. Bedenkt man, daß Lesueur (1813) bei Anfertigung der Zeichnung des Stöckchens die Einzeltiere noch nicht erkannt hatte, und berücksichtigt dabei den Stand der damaligen Reproduktionstechnik, so wird man Lesueur seine Anerkennung über die charakteristische Wiedergabe des makroskopischen Bildes einer jungen Kolonie von *P. giganteum* nicht versagen können. Die breiten granulierten Zwischenstücke, welche Seeliger (1895) zu der Ansicht verleiteten, „daß diese Abbildung nicht recht naturgetreu sein möchte", stellen zweifellos zwischengeschobene Etagen jüngerer Ascidiozooide dar.

Lesueur's Kolonien seines *P. elegans* stammten aus der Bucht von Villafranca. Nun sind aber, wie ich mich überzeugen konnte, weder auf der zoologischen Station zu Villafranca noch auch in Neapel je größere Pyrosomenkolonien mit regelmäßig übereinander liegenden Etagen in der Art von *P. verticillatum* beobachtet worden. Damit fällt auch die Annahme, daß Vogt (1848) und Keferstein und Ehlers (1861), Bonnevie (1896), Julin (1904) wirkliche *P. „elegans"* vor sich gehabt hätten, obschon die Autoren sich dieser Bezeichnung bedienen. Es handelt sich in diesen Fällen wohl ebenfalls um jüngere *P. giganteum*. Das reiche Pyrosomenmaterial der Deutschen Tiefsee-Expedition, das der Südpolar-Expedition und das des Berliner Zoologischen Museums, welch letzteres zum kleinen Teil aus dem Mittelmeer, zum größeren von der „Gazelle"-Fahrt stammt, enthält kein *Pyrosoma*-Stöckchen, auf welches Lesueur's Beschreibung und Bezeichnung zugleich paßte.

Nach alledem erscheint es zweifellos, daß das fort und fort in der Litteratur aufgeführte *P. elegans* (Lesueur) thatsächlich nicht existiert und darum auszuscheiden ist, wie schon Seeliger vorschlug.

Diagnose: Länge des Stockes 3 cm, eiförmig. Mantel glatt, um die Ingestionsöffnung trichterförmig eingesenkt. Ascidiozooide auch im höheren Stockalter in regelmäßigen, relativ weit voneinander abstehenden Ringen oder Etagen angeordnet. Körper rund bis elliptisch, höher als lang. Höhe 2,7—3 mm, Länge 2,5—2,7 mm. Schlundrohr fehlt, Endostyl schwach gleichmäßig ge-

krümmt. Kiemenspaltenfeld elliptisch, Kiemenspalten meist 21, Längsgefäße 11; Rückenzapfen 4 oder 5. Cloake sehr kurz und weit geöffnet. Cloakenmuskel sehr lang. Hoden, aus 12—15 geschwungenen Läppchen bestehend, liegt an der hinteren Körperwand, diese schwach buckelförmig hervorwölbend. Geschlechtsorgane gelangen sehr frühzeitig zur Entwickelung. Weiblich vorreif.

b) *Pyrosoma operculatum* n. sp.

Hierzu Taf. XLIII, Fig. 1, 5, 6.

Auf Station 228, westlich vom Cagos-Archipel, brachte ein Vertikalnetzfang von 2500 m Tiefe ein *Pyrosoma*-Stöckchen aus dem Wasser des indischen Gegenstromes herauf, das schon durch seine Form von allen bekannten Arten sich unterscheidet.

Diagnose: Stock $5^1/_2$ cm lang, $3^1/_2$ cm im Mittel breit, einen abgestumpften Kegel mit schmälerem offenen und breiterem geschlossenen Ende darstellend. Manteloberfläche glatt, ohne alle Fortsätze. Anordnung der Einzeltiere sehr dicht. Körper langgestreckt. Länge der größten Einzeltiere 9 mm, Schlundrohr mittellang. Endostyl geradegestreckt, nur im vorderen Viertel mäßig dorsal gebogen. Kiemenspaltenfeld abgerundet-prismatisch, Kiemenspalten 40—45, Längsfalten 18—20, Rückenzapfen meist 16, Darmtraktus schräg nach hinten-unten geneigt. Cloacalraum röhrenförmig verlängert, im Querschnitt verengert-dreieckig; erreicht bei alten Tieren etwa die halbe, bei jüngeren die ganze Länge des übrigen Körpers. Cloacalöffnung gleichsam mit einer ventralen kapuzenförmigen Klappe überdeckt, die sich dorsal in einen geschlossenen Hautsaum fortsetzt. Der Hoden buchtet die hintere ventrale Körperwand bruchsackartig vor, aus 15—17 tentakelförmigen Läppchen bestehend. Ei reift früher als der Hoden. Protogyn.

Fig. 14. Stockform von *P. operculatum*.

Diese Art hat so bestimmte Merkmale, daß sie mit anderen nicht verwechselt werden kann. Die Stockform ist höchst eigentümlich (Textfig. 14). Während sich bei allen Arten der Stock nach dem geschlossenen Ende, nach der „Spitze“ zu, verjüngt, sehen wir hier umgekehrt die „Spitze“ am offenen Ende, wo die jüngeren Generationen liegen. Auch die starke Abstumpfung am geschlossenen Ende ist nicht gewöhnlich.

Die Körperform der Ascidiozooide zeigt Anklänge an verschiedene Arten. Das kurze Schlundrohr erinnert an *P. atlanticum* und *verticillatum* oder *P. Agassizi* und *spinosum*, der prismatische Rumpf an *P. giganteum* und *spinosum*; die lange schlotförmige Cloake wäre nur mit der bei *P. spinosum* vergleichbar.

Eine Eigentümlichkeit des Lumens des Cloacalraumes besteht darin, daß es nicht einfach rohrförmig gestaltet ist, sondern einen verengert dreieckigen Querschnitt aufweist, dessen Weite zudem an verschiedenen Stellen wechselt. Die Kontur in Fig. 1, Taf. XLIII giebt

den optischen Längsschnitt des Cloakenraumes wieder. Man sieht, wie etwa in der letzten Hälfte (Taf. XLIII, Fig. 5) das Lumen auf einen schmalen Spalt reduziert erscheint. Der Querschnitt durch diese Partien zeigt, daß sowohl der Boden als auch die Seiten im Dreieck konvex hervorspringen und thatsächlich nur einen Spalt frei lassen. Nach dem Ende zu wird die Oeffnung wieder weiter.

Ihr besonderes Charakteristikum aber hat diese Form darin, daß die dreieckige Cloacalöffnung gleichsam mit einer ventralen kapuzenförmigen Klappe überdeckt ist, die sich dorsal in einen völlig geschlossenen Hautsaum fortsetzt. Um den Rand der Klappe und des Saumes läuft ein schmales Muskelbändchen, in welchem wir nichts anderes als den Sphincter der Egestionsöffnung vor uns haben können.

Dieser Verlauf desselben beweist schon, daß wir die ganze klappenförmige Bildung nicht etwa mit dem cloacalen Dorsalzipfel bei *P. Agassizi* und *spinosum* vergleichen dürfen. Bei diesen beiden Arten handelt es sich wirklich um einen cloakalen Anhang oder Auswuchs, dessen Wurzel vom Dorsalteil des Sphincters nur gestreift wird, hier bei *P. operculatum* ist es nach der Lage des Muskels aber der Endteil der Cloake selbst. Die vom Muskel umsäumte Cloacalöffnung liegt demnach hier nicht wie bei sämtlichen anderen Formen (nur mit Ausnahme von *P. spinosum*) in einer zur Längsachse des Ascidiozooids senkrechten Ebene, mündet also nicht nach hinten, sondern nach oben, der Rückenseite zugekehrt. Bei *P. spinosum* liegt die Oeffnung ja zum Teil gerade entgegengesetzt, auf der Ventralseite, jedoch ist dieser Teil vom Mantel verschlossen. Natürlich birgt der klappenförmige Endteil der Cloake bei *P. operculatum* ebenso wie die Anhänge bei *P. Agassizi* und *spinosum* einen Teil der primären Leibeshöhle. Den Eindruck eines Anhängsels macht der ganze cloacale Endapparat bei *P. operculatum* deshalb, weil er nicht wie der übrige Teil des Körpers vom Mantel völlig umhüllt oder in ihm eingebettet erscheint. So ragen alle diese Endabschnitte, nur mit einer dünnen Mantelschicht bedeckt, jeder frei für sich aus der gallertigen Stockwand in die gemeinsame Stockhöhle hinein. Die Form dieser „Klappen" ist (im konservierten Zustande) nicht konstant. Sie sind bald höher mit schmälerer Oeffnung, bald niedriger und breiter, aber stets dorsal zu geöffnet (vgl. Taf. XLIII, Fig. 1, 5, 6).

Der Sinn dieser Einrichtung dürfte nicht so ohne weiteres klar sein, zumal sie noch bei keiner anderen Pyrosomenart beobachtet ist. Vielleicht könnte auf diesem Wege nach dem Auspressen des verbrauchten Atemwassers aus dem Cloacalrohr ein Verschluß leichter bewirkt werden, um so bei der nun folgenden Erweiterung der Kiemenhöhle während des „Einatmens" ein Rückströmen des Atemwassers zu verhindern. Da alle Cloacalöffnungen nach der Dorsalseite des Ascidiozooids gerichtet sind, der Rücken desselben aber stets dem offenen Ende der Kolonie zugekehrt ist, so zeigen auch alle Cloacalöffnungen nach dem offenen Ende.

Der gemeinsame Cloacalraum ist zufolge der Stockform sehr weit, der im Wasser vorauseilende geschlossene Pol relativ sehr stumpf; beides sind sicher keine Vorteile für die Eigenbewegung des Stockes. Nun wird aber durch die basalwärts gerichteten Cloacalöffnungen das vom Cloakenmuskel ausgepreßte Atemwasser nicht an die gegenüberliegende Stockwand, sondern direkt gegen das Diaphragma des Stockes getrieben, woraus vielleicht ein stärkerer Rückstoß resultieren könnte. Für die Fortbewegung der abgestumpften Kolonie könnte das nur von Vorteil sein.

Der Hoden erscheint auch charakteristisch. Ich kenne bei keiner anderen Art so lange

und dünne geschwungene Hodenläppchen in dieser lockeren Anordnung. Sie vereinigen sich wie immer ventral sternförmig und münden durch einen gemeinsamen kurzen Gang in ein auffällig großes, kugeliges Receptaculum inmitten der Hodenläppchen ein.

Die geschlechtlichen Verhältnisse wurden oben (S. 312) schon erörtert. Der Stock ist weiblich vorreif; die jungen, am offenen Ende gelegenen Ascidiozooidgenerationen tragen zum Teil fertige Viererkolonien im Cloacalraum, während der Hoden ein winziges, völlig unentwickeltes Knöspchen darstellt. Bei weitem die Hauptmasse der (erwachsenen) Ascidiozooide haben geboren, und der Hoden steht auf der Höhe seiner Thätigkeit. Knospen lassen sich, bezogen auf die vielen Hunderte von Ascidiozooiden, nur sehr wenige beobachten. Sie erscheinen alle sehr unentwickelt und doch schon abgeschnürt und isoliert im Cellulosemantel liegend. Ich möchte aus diesem allen schließen, daß der Stock relativ alt, die Periode der Knospung abgeschlossen ist und die Ascidiozooide ausschließlich der geschlechtlichen Thätigkeit obliegen. Das alles würde wieder dafür sprechen, daß der Stock als Individuum sein höchstes Alter und damit seine maximale Größe nahezu erreicht haben dürfte (vergl. oben S. 317/18).

c) *Pyrosoma aherniosum* Seeliger.

Hierzu Taf. XLIV, Fig. 2.

P. aherniosum Seeliger, 1895, S. 64, Taf. IV, Fig. 6—11, Taf. V und VI.
P. aherniosum Seeliger, Krüger 1912, S. 10/11; Pl. II, Fig. 5.

P. aherniosum wurde zuerst aus dem Material der Plankton-Expedition von Seeliger beschrieben. Es ist seither meines Wissens nur noch auf den Reisen des Fürsten von Monaco (Krüger 1912) gefischt worden. Die Deutsche Tiefsee-Expedition erbeutete diese Art an 12 Stationen, von denen 7 auf den Atlantik und 5 auf den Indischen Ocean entfallen, woher sie bislang noch nicht bekannt geworden war. Im ganzen wurden 30 meist jüngere Stöckchen bis zu 2 cm Länge gefangen. Das längste der von Seeliger beschriebenen maß 3 cm.

Wahrscheinlich zählt (vgl. oben S. 317/18) *P. aherniosum* zu den Arten, die nur kleinere Kolonien bilden.

Es ist kein Zweifel, daß *P. aherniosum* eine sehr wohl zu unterscheidende, selbständige Art repräsentiert. In Bezug auf ihre Geschlechtsverhältnisse ist sie, wie oben ausführlich erörtert wurde, als weiblich vorreife Art mit *P. verticillatum* und *operculatum* zusammenzustellen. Ueber die dieser Art eigene Stockbildung (jüngere Etagen schieben sich oft zwischen den älteren auf relativ sehr frühem Stadium ein) wurde gleichfalls oben schon gesprochen. Sie bedingt bei manchen kleinen Kolonien das ungemein charakteristische Aussehen. Die Kolonien erscheinen oft schon dem unbewaffneten Auge nicht gleichmäßig kegelförmig zugespitzt, sondern ein- oder mehrmals deutlich eingeschnürt (Taf. XLIV, Fig. 2).

Von gleich großen Kolonien anderer Arten sind die Stöcke von *P. aherniosum* im Habitus auch leicht zu unterscheiden, wenn sie jene Eigentümlichkeit nicht zeigen. So weit wie in den Kolonien von *P. aherniosum* ragen die von einem Mantelkrater umwallten Ingestionsöffnungen in den gleich großen Kolonien keiner anderen Art aus dem Stockkörper hervor; mit anderen Worten, bei keiner anderen Art, auch nicht bei *P. giganteum*, was ja hauptsächlich in Frage käme, besitzen die Ascidiozooide in so kleinen Kolonien (1—3 cm) bereits jene langausgezogenen und dabei so weiten, walzenförmigen (nicht kegelförmigen) Schlundrohre (vergl. Seeliger, 1895, Taf. V,

Fig. 1 und 3). Zudem sind dann bei *P. giganteum* bereits die dorsalen Mantelfortsätze mehr oder weniger entwickelt, *P. aherniosum* entwickelt dagegen nie solche, wenn auch an der Dorsalseite der Mundöffnung der Kraterwall des Mantels bei den alten Ascidiozooiden immer höher erscheint als an der ventralen (Taf. XLIV, Fig. 2).

Das ventralwärts geneigte Circumoralfeld ist beiden Arten eigen.

In Bezug auf die Entwickelung der Geschlechtsorgane und die Möglichkeit, aus diesem Verhalten die Art mitzubestimmen, gilt für *P. aherniosum* das von *P. verticillatum* Mitgeteilte.

Hinzugefügt sei endlich noch, daß außer der von Seeliger beschriebenen Pigmentierung der hinteren Leibeswand Pigmentzellen (bei Flemming'scher Konservierung) in einem einreihigen Kränzchen um die Ingestionsöffnung zu beobachten sind, ähnlich wie ich es (Taf. XLII, Fig. 4 und 5) von *P. atlanticum* abbildete.

Der von Seeliger (1895, S. 64) gegebenen genaueren Diagnose dieser Species habe ich sonst nichts hinzuzufügen. Unter Benutzung dieser Diagnose stelle ich der Vollständigkeit halber über *P. aherniosum* folgendes zusammen:

Diagnose: Länge des Stockes bis 3 cm. Stockform kegel- oder cylinderförmig, oft unter der Spitze eingeschnürt und am offenen Ende stark verbreitert. In jungen Stöckchen dreieckige, später schwindende Manteldornen. Mundöffnung vom Mantel gleichmäßig kraterartig umwallt. Körper langgestreckt, bis 5 mm lang; Schlundrohr dick, lang, kaminförmig; Mundöffnung dorsoventral gestellt. Endostyl fast geradegestreckt; Kiemenspaltenfeld abgerundet-viereckig, Kiemenspalten bis 24, breit, Längsgefäße etwa 14, Rückenzapfen meist 5. Cloake relativ kurz, weit. Hoden den ventralen Teil des Verdauungstraktus umhüllend, buchtet die ventrale Körperwand nicht hervor. Hodenläppchen etwa 12. Weiblich vorreif.

d) *Pyrosoma atlanticum* Peron var. *giganteum* Lesueur und var. *levatum* Seeliger.

Ritter (1905) konstatierte erstmalig, daß die in der Litteratur unter den Namen *P. atlanticum* Peron und *P. giganteum* Lesueur beschriebenen Pyrosomen schwer oder gar nicht auseinander zu halten seien. Krüger bestätigte (1912) Ritter und zog beide Formen zu einer Art unter der Bezeichnung *P. giganteum* Lesueur zusammen.

Wenn auch in älterer Zeit nie daran gezweifelt worden war, daß beide Formen bei aller Verwandtschaft zwei selbständige Arten seien, so stellte doch schon Savigny (1816, S. 207) eine bedeutende Varibilität der Mantelfortsätze und, sicher zu Unrecht, eine solche des Diaphragmas bei *P. giganteum* fest und unterschied daraufhin 3 Varietäten. Seeliger (1888, S. 25) sah sich veranlaßt, andererseits *P. atlanticum* Peron in 2 Varietäten, „*levatum*" und „*tuberculosum*", auseinanderzulegen, von denen die letztere durch die oberflächlichen Mantelfortsätze auf der einen Seite sich *P. giganteum* nähert, „während sie andererseits durch Zwischenformen der ersten Varietät verbunden erscheint". Herdman unterschied letzten Endes beide Arten lediglich nach der Stockform und der Beschaffenheit der Mantelfortsätze.

Alle diese Unterteilungen der Forscher sind sicher als Zeichen für die Unsicherheit in der Unterscheidung beider Formen zu deuten und ohne Zweifel ist Ritter darin recht zu geben, daß die mit *P. atlanticum* Peron und *P. giganteum* Lesueur in der Litteratur bezeichneten Pyrosomen deshalb nicht immer zu unterscheiden sind, weil viele der von den Autoren zitierten Merkmale (Körperform, Zahl der Kiemenspalten, Längsgefäße und Rückenzapfen, Form und Größe der Cloake, Lage des Hodens, Geschlechtsverhältnisse) ineinander fließen oder beiden Formen direkt gemeinsam sind und, wie gleich gezeigt werden soll, nur wenige Eigentümlichkeiten (Oberflächenbeschaffenheit der Kolonie, Größe der Ascidiozooide, Länge der Präbranchialzone, Stellung der Ingestionsöffnung, Pigmentierung) zur Unterscheidung dienen können.

Was nun aber die Benennung der zusammengezogenen Art durch Krüger betrifft, so muß zunächst festgestellt werden, daß nicht nur die von den verschiedenen Forschern mit *P. atlanticum* Peron und *P. giganteum* Lesueur bezeichneten Formen zum Teil ineinander übergehen, sondern auch, daß Perons *P. atlanticum* selbst mit Lesueurs *P. giganteum* identisch ist. Die Zeichnungen, welche beide Autoren beifügen (Peron 1807, Taf. XXXI, Fig. 1 u. 2; Lesueur 1815, Pl. I, Fig. 4), weniger natürlich ihre Beschreibungen, lassen darüber keinen Zweifel.

Somit müßte, wie Krüger auch hervorhebt, auf Grund der Priorität die Bezeichnung *P. giganteum* ganz fortfallen, denn Peron beschrieb sein *P. atlanticum* 1804 und Lesueurs Mitteilung über *P. giganteum* erschien 1815.

Krüger folgt aber der Priorität nicht, sondern „parce que la forme *giganteum* est plus fréquente que la forme *atlanticum*", schlägt er vor, die Art *P. giganteum* und die kurzschlundige Varietät ohne Mantelfortsätze *„atlanticum"* zu nennen. Dazu dürfte bemerkt werden, daß erst Seeliger (1895) überhaupt bei *P. atlanticum* Peron eine Varietät mit ganz kurzem Schlundrohr und „ohne merklich hervorragende Mantelfortsätze" unter der Bezeichnung *P. atlanticum* var. *levatum* namhaft machte, bei Peron selbst aber davon nicht die Rede ist, da er sicher echte langschlundige und mit langen Mantelfortsätzen („tuberkel") ausgestattete Tiere von *P. giganteum* Lesueur vor sich hatte. Weil es aber, wie ich sogleich zeigen werde, begründet sein dürfte, im Anschluß an Seeliger die kurzschlundige Form mit glattem Stock und die langschlundige, mit Mantelfortsätzen ausgestattete als zwei Varietäten einer Art zu trennen, so würde es auf Grund des vorhin dargelegten wohl zweifellos am richtigsten sein, wenn wir (entgegen Krüger 1912) die zusammengezogene Art *P. atlanticum* nennen und diese in die beiden Varietäten *„giganteum"* (die größere, langschlundige mit Mantelfortsätzen ausgestattete und häufigere) und *„levatum"* (die kleinere, kurzschlundige, glatte und wohl seltenere) zerlegen. Ich werde mich jedenfalls dieser Bezeichnungen bedienen und schlage sie zur Annahme vor.

Wo daher im voraufgehenden schlechthin von *P. atlanticum* die Rede ist, ist natürlich die Varietät *levatum*, wo *P. giganteum* steht, die Varietät *giganteum* gemeint.

Es sei mir nun gestattet, meine diesbezüglichen, an einem außerordentlich reichen Material gemachten Beobachtungen über die beiden Varietäten von *P. atlanticum* mitteilen zu dürfen. Mir stehen gegenwärtig zur Untersuchung die Pyrosomen der Deutschen Tiefsee-Expedition, der Deutschen Südpolar-Expedition und das reiche Pyrosomenmaterial des Berliner Zoologischen Museums zur Verfügung, welch letzteres zum größeren Teile von der „Gazelle"-Expedition vom Jahre 1876, zum kleineren Teile aus dem Mittelmeere stammt.

Es ist zunächst meines Erachtens kein Zweifel, daß die jungen, etwa bis 5 cm langen Stöcke beider Varietäten sicher zu unterscheiden sind. Das Material der „Valdivia" birgt gerade eine Fülle prächtig konservierter kleinster, bis $1^1/_2$ cm langer Stöckchen beider Formen in nahezu lückenloser Folge. So finden sich z. B. von Station 74 allein 65 Stöckchen von var. *levatum* von 5—12 mm Länge. Von Station 89 enthält das Material 12 5—13 mm lange Kolonien von var. *giganteum*. Von anderen Stationen kommen einzelne Kolonien in diesen Größen hinzu (siehe Tabelle). Auch an Stöcken beider Arten in den Größen von 2—5 cm ist kein Mangel.

Im „Valdivia"-Material sind 23 Kolonien dieser Größen von var. *giganteum* enthalten, weitere 18 im Material des Berliner Zoologischen Museums. Gleich große Kolonien von var. *levatum* birgt zwar das Material der Deutschen Tiefsee-Expedition nicht, wohl aber enthält das Berliner Material 4 davon.

Stockform und Manteloberfläche. Vergleicht man mit bloßem Auge bis zu $1^1/_2$ cm lange Kolonien beider Varietäten miteinander, so erscheinen die von var. *levatum* bei gleicher Länge stets schlanker als die von var. *giganteum*.

Während ferner die Oberfläche bei den Kolonien von var. *levatum* völlig glatt ist, zeigen bereits 3—4-reihige, 5—10 mm lange Kolonien von var. *giganteum* am Stockkörper hervortretende Ringwülste. Sie werden durch die bereits in die Länge wachsenden, vom Mantel umhüllten Schlundrohre der jungen Ascidiozooide hervorgerufen. Bei den ältesten Ascidiozooiden von var. *giganteum* ist weiterhin die trichterförmige Einsenkung des Mantels um die Mundöffnung bereits in 2—3-reihigen Stöcken dorsal höher als ventral, im optischen Querschnitt erscheint also dorsal ein stumpfer, runder Fortsatz; bei var. *levatum* ist der Manteltrichter stets rund herum gleich hoch und bleibt es auch in allen späteren Stadien.

Die Anordnung der Ascidiozooide ist gleichfalls unterschiedlich. Schon wiederholt betonte ich in anderem Zusammenhange, daß die Stöcke von var. *giganteum* länger an einem regelmäßigen Aufbau in Etagen oder Ringen festhalten als die von var. *levatum*. Bei dieser letzteren Art setzen sich viel früher Wanderknospen unregelmäßig zwischen den älteren Etagen fest als bei var. *giganteum*. Dazu sind die Ascidiozooide bei var. *levatum* viel dichter geschart; schon die Etagen liegen enger aneinander, sie sind mehrgliedriger als bei var. *giganteum*. In 3—5 cm langen Kolonien ist bei var. *levatum* nichts mehr von den ehemaligen Ringen zu erkennen, die Ascidiozooide liegen sehr dicht und wirr durcheinander. In gleich langen Stöckchen von var. *giganteum* tritt bei Betrachtung mit bloßem Auge schon die ursprüngliche ringförmige Anordnung der ältesten Ascidiozooide noch hervor. Natürlich gleicht hierin nicht eine Kolonie derselben Art immer genau der anderen.

Auch die Größe und Form der Ascidiozooide ist in diesen jungen Kolonien verschieden. Die Individuen von var. *levatum* sind im allgemeinen kleiner als die in gleich großen Stöcken von var. *giganteum*. Natürlich ist aus diesem Grunde (und ganz besonders auch wegen der dichteren Lagerungsweise bei var. *levatum*) die Zahl der Ascidiozooide in gleich langen Stöcken bei var. *levatum* stets viel größer als bei var. *giganteum*. Das Kiemenspaltenfeld der jungen Ascidiozooide von var. *levatum* erscheint bei seitlicher Betrachtung rund, elliptisch, vielfach höher als lang; bei var. *giganteum* distal verschmälert, dreieckig. Das kurz abgestumpfte Schlundrohr läuft bei var. *levatum* genau paralllel mit der Längsachse des Körpers.

Die Ingestionsöffnung (mit dem Circumoralfeld) steht senkrecht auf der Medianachse. Bei var. *giganteum* haben wir in den gleich großen Kolonien Ascidiozooide mit einem schräg aufsteigenden, über den Stockkörper hervorragenden Schlundrohre mit (bei seitlicher Betrachtung) schön geschwungenen Konturen und einer ventralwärts geneigten Mundöffnung von ganz gewaltiger Weite, wie ich sie bei keiner anderen Form beobachtet habe (meist erscheinen ja die Ingestionsöffnungen durch die bei der Konservierung erfolgte Kontraktion des Mundsphincters stark verengt).

Wenn schon die bis $1^1/_2$ cm langen Kolonien beider Formen vornehmlich durch ihre Oberflächenbeschaffenheit mit bloßem Auge zu unterscheiden sind, so besitzen die 2—5 cm langen Stöcke meist einen so charakteristischen Habitus, daß ich mich nicht wundern würde, wenn ein Beobachter Kolonien beider Formen für Angehörige verschiedener Species erklärte: Bei var. *levatum* eine vollständig glatte Oberfläche, bei gleich langen var. *giganteum*-Kolonien ein dorniges, stacheliges Aussehen, hervorgerufen durch die bereits weit (in einer 5 cm langen Kolonie bis $4^1/_2$ mm) über den Stockkörper hervorragenden Schlundrohre, die dorsal von der Ingestionsöffnung mit einem um so längeren lanzettlichen Mantelfortsatz besetzt sind, je älter das Ascidiozooid, also auch, je länger das Schlundrohr ist. Bei einer 5 cm langen Kolonie messen die Mantelfortsätze der ältesten Ascidiozooide bereits 2 mm [1]). Die schon bei den ältesten Ascidiozooiden in (2—3-reihigen Stöcken) wahrnehmbaren Mantelerhebungen an der Dorsalseite der Mundöffnung verlängern sich fort und fort, so daß hier zunächst ein stumpfer Zahn erscheint, der bald spitzer wird, zwei Schneiden bekommt und sich ventral löffelförmig aushöhlt. Und weil sich eben alle Uebergänge finden lassen, so glaube ich, dürfen wir im Gegensatz zu Seeliger nur die Kolonien zu var. *levatum* zählen, welche (natürlich neben anderen bestimmten Merkmalen) gar keine Mantelerhebungen zeigen. Sobald wir die kurzspitzigen (*P. atlanticum* var. *tuberculosum* Seeliger) Kolonien mit zu var. *levatum* zählen, wird die Unterscheidung unsicher.

Auch hinsichtlich der Entwickelung der Geschlechtsorgane lassen sich beide Formen wenigstens in jüngerem Stockalter in den weitaus meisten Fällen voneinander unterscheiden. Zwar sind beide Arten protandrisch; aber die Entwickelung des Hodens setzt in den Ascidiozooiden von var. *giganteum* in späterem Alter ein als bei var. *levatum*, wie schon Seeliger (1895, S. 62) erwähnt. Daher findet man in 2 cm langen Stöcken von var. *levatum* in den älteren Ascidiozooiden bereits einen mächtig entwickelten Hoden, bei var. *giganteum* kann man dasselbe etwa in 4—5 cm langen Kolonien erst beobachten; in etwa 3 cm langen Stöcken ist der Hoden höchstens als kleines Knöspchen zu beobachten.

Nicht verschwiegen sei aber, daß offenbar auch Ausnahmen darin vorkommen. Insbesondere scheint in den Stöckchen von var. *giganteum* aus dem Mittelmeer die Entwickelung des Hodens früher einzusetzen als bei denen aus dem freien Ocean, wie denn überhaupt die im Mittelmeer vorkommende var. *giganteum*-Form ganz besonders typisch und charakteristisch sein dürfte. Das führt uns auf die Besprechung der großen Stöcke beider Arten.

Die Plankton-Expedition erbeutete bis 6 cm lange Kolonien von *P. atlanticum* var. *levatum*,

1) Ich bestätige in diesen Beobachtungen eigentlich nur die schon von Seeliger (1895, S. 59) gemachten: „Von *P. giganteum* lagen mir eine Anzahl kleiner, 4—5 cm langer Stöcke, die aus dem Mittelmeer stammten, zur Vergleichung vor, sie erwiesen sich schon bei oberflächlicher Betrachtung verschieden durch die lang emporrankenden vorderen Körperenden der älteren Ascidiozooide und die schlanken, lanzettförmigen Mantelfortsätze an den Ingestionsöffnungen."

während die von Huxley sogar 25 cm (10 inches) in der Länge maßen. Im Material des Berliner Museums sind die größten der von mir zu var. *levatum* gerechneten Stöcke 12 cm lang. Von var. *giganteum* wurden auf der Plankton-Expedition ausschließlich kleine, bis 1,6 cm lange Kolonien gefangen. Die größten vom „Challenger" waren 36 cm lang. Der längste Stock von var. *giganteum,* der bis jetzt erbeutet worden ist, dürfte der von Ritter (1905) zitierte von 60 cm Länge sein.

Die Deutsche Tiefsee-Expedition fischte nur einen großen 26 cm langen Stock von var. *giganteum.* Die Pyrosomen-Sammlung des Berliner Museums enthält eine ganze Anzahl bis 40 cm großer Stöcke von dieser Varietät. Auch die „Gauss" erbeutete mehrere bis 35 cm lange Kolonien von var. *giganteum.*

Vergleicht man mit unbewaffnetem Auge diese großen, walzenförmigen Kolonien (beider Varietäten) miteinander, so fällt sicher zuerst wieder die verschiedene Oberflächenbeschaffenheit auf. Man könnte sie danach in drei Gruppen bringen. Gewisse Stöcke besitzen lang über den Stockkörper herausragende Schlundrohre mit langen lanzettlichen Mantelfortsätzen in äußerst dichter Anordnung, bei anderen, und das ist bei den mir vorliegenden die Hauptmasse, sind die über den Stockkörper herausragenden Schlundrohre samt deren Mantelfortsätzen viel kürzer und vor allem viel geringer an Zahl, und endlich weisen einige eine völlig glatte Manteloberfläche auf.

Sämtliche mir vorliegende große Kolonien aus dem Mittelmeer (Neapel, Messina, Villafranca) gehören zur ersten Gruppe mit relativ sehr langen Schlundrohren (und ebensolchen Mantelfortsätzen) in besonders dichter Anordnung. Man könnte geradezu von einer Lokalrasse reden. Aus dem freien Ocean besitze ich nur kleinere, bis 5 cm lange Kolonien dieser Varietät. Ich messe z. B. an einem 18 cm langen Stock von var. *giganteum,* der aus Villafranca stammt, ein $8^1/_2$ mm langes (über den Stockkörper herausragendes) Schlundrohr, dessen lanzettlicher, an den beiden seitlichen Rändern gezähnelter und ventral meist löffelförmig ausgehöhlter Dorsalfortsatz 6 mm beträgt, und dieses bei einer Gesamtlänge des Ascidiozooids (von Egestions- zu Ingestionsöffnung) von $15^1/_2$ mm, so daß auf den Rumpf mit Cloake 7 mm entfallen. Die Verteilung ist so dicht, daß auf dem Quadratcentimeter etwa 4—6 lange und noch 2—3 mittellange Schlundrohre hervorragen.

Die Kolonien der zweiten Gruppe besitzen nie, auch nicht bei viel größerer Stocklänge, so lange Schlundrohre und Mantelfortsätze; dafür sind aber die Schlundrohre dicker und die Fortsätze stumpfer und breiter. An der einzigen großen Kolonie von 26 cm Länge aus dem „Valdivia"-Material messen z. B. die längsten Schlundrohre der alten Ascidiozooide über 5 mm und der breite, stumpfe Dorsalfortsatz nur $1^1/_2$ mm, und dabei steht auf dem Quadratcentimeter etwa nur eins dieser langen Schlundrohre. Die ältesten Ascidiozooide eines 38 cm langen Stockes von der „Gazelle"-Expedition aus dem südlichen Pacifik weisen im Maximum 3 mm lange Schlundrohre mit einem kaum 1 mm langen, breit-lanzettlichen Dorsalfortsatz auf. Es ragen ein oder zwei Schlünde auf den Quadratcentimeter vor. Diese Beispiele sollen genügen, um die Variabilität in der Länge der Schlundrohre, in der Länge und Form der Mantelfortsätze und endlich in der Verteilung oder dem Verhältnis der alten Ascidiozooide zu den jüngeren darzutun.

In diesem Zusammenhange sei noch einmal hervorgehoben, daß bereits Savigny (1816, S. 207) hinsichtlich der Ausbildung der Mantelfortsätze 3 Varietäten von *P. giganteum* unter-

schied, und zwar solche mit großen stumpfen, mit kleinen schmalen und endlich solche mit langen und spitzen Fortsätzen. Herdman (1888, S. 29) machte an den Kolonien des „Challenger" ähnliche Beobachtungen wie ich sie eben mitteilte. Auch er stellte an einigen aus der Antarktis stammenden Stöcken die spärliche und unregelmäßige Verteilung der „Processus" (gemeint sind wohl damit zugleich die Schlundrohre) fest und giebt die Länge derselben z. B. bei einer 36 cm langen Kolonie mit 4—5 mm an[1]). Auch Seeliger bezeichnet die Mantelfortsätze als in der Gestalt variabel. Ich rechne die Kolonien dieser beiden Gruppen zu var. *giganteum*.

Die Stöcke der dritten Gruppe sind vollständig glatt an ihrer Oberfläche, auch die ältesten Ascidiozooide besitzen an ihrer Ingestionsöffnung keinerlei Fortsätze. Die längsten mir zur Verfügung stehenden Kolonien dieser Art (aus dem Material des Berliner Museums) sind allerdings nur 10—12½ cm lang. In der Form zeigen sie nichts Besonderes, sondern weisen z. B. dieselbe stumpfe, gerundete Spitze und bald mehr Kegel-, bald mehr Walzenform auf wie die übrigen größten Kolonien. Ich rechne sie zu var. *levatum*. Der Habitus, das Gesamtaussehen dieser Kolonien ist durchaus anders als etwa das der Mittelmeerformen von var. *giganteum* mit ihrem außerordentlich zottigen Stockkörper. Die Kolonien der zweiten Gruppe mit den kürzeren Schlundrohren und Fortsätzen in spärlicher Verteilung ähneln jenen glatten Kolonien natürlich schon mehr. Welche Unterschiede weisen nun die Ascidiozooide auf?

Es muß gleich betont werden, daß in Bezug auf die Form des Ascidiozooidenleibes ein durchgreifender Unterschied zwischen den genannten Gruppen nicht aufzufinden ist. In den meisten Fällen handelt es sich um einen abgerundet-prismatischen, kastenförmigen Rumpf inkl. einer mittellangen Cloake. Die Größe der alten Ascidiozooide ist allerdings nach meinen Beobachtungen verschieden. Die alten Ascidiozooide von var. *levatum* messen nur bis 5 mm in der Länge, die von var. *giganteum* 15—18 mm. Die Wandstärke der Kolonie von var. *giganteum* beträgt also in einzelnen Fällen mehr als das Dreifache der Stöcke von var. *levatum*. Der Endostyl erscheint meist geradegestreckt oder seltener nur mäßig im hinteren Körperabschnitt aufsteigend und der Körper dann hier etwas verschmälert. Die Zahl der Kiemenspalten beträgt im Maximum 45—50, Längsfalten sind meist 15—17 vorhanden, Rückenzapfen bis 12.

In einer Hinsicht aber unterscheiden sich meines Erachtens immer scharf die glatten Kolonien von den anderen, nämlich durch Länge und Beschaffenheit des Schlundrohres oder besser der Präbranchialzone. Bei den glatten Stöcken (von var. *levatum*) besitzen alle Ascidiozooide ohne Ausnahme eine sehr kurze Präbranchialzone, d. h., ein „Schlundrohr" fehlt ihnen also. Jene macht höchstens ein Viertel der Länge des Kiemendarmes aus. Die Ingestionsöffnung steht senkrecht auf der Längsachse des Körpers, wodurch die Präbranchialzone abgestutzt erscheint.

In den übrigen Kolonien (von var. *giganteum*) finden wir die Präbranchialzone zu einem mehr oder weniger (bei 18 cm langen Kolonien bis 9 mm) langen, schlotförmigen Schlundrohr ausgezogen, welches die Länge des übrigen Körpers nicht nur erreichen, sondern sogar übertreffen kann. An der Spitze desselben mündet die stark ventralwärts geneigte, oft fast

1) Die Textzeichnungen Fig. 2, 4 und 5 bei Herdman, von denen allerdings nur die letztere mit *P. giganteum* bezeichnet ist, müssen, was die Mantelfortsätze anlangt, als kaum zutreffend bezeichnet werden. Mit einem derart unregelmäßig gestalteten Fortsatz und den in der Darstellung gezeichneten Schlundrohren haben weder Lesueur noch Savigny und weder Huxley (1860, Taf. XXX, Fig. 1) noch Seeliger (1895, Taf. I, Fig. 1, 3) *P. giganteum* gezeichnet. Auch ich muß gestehen, nie so etwas beobachtet zu haben.

in der Mediane liegende Mundöffnung in einem ebenso gestellten „Oralfeld“ (SEELIGER), so daß also das Schlundrohr im Gegensatz zur anderen Form schräg abgeschnitten erscheint. Schließlich leitet nun zur Mundöffnung die löffelförmige Aushöhlung des dorsal über das Schlundrohr verlängerten Mantels, und zwar eben in der Form des schon beschriebenen, mit zwei gezähnelten seitlichen Kanten lanzettlich zugespitzten Fortsatzes.

Noch eine Bemerkung finde hier Platz. Schon bei Betrachtung von Kolonien mit der binokulären Lupe fallen einem auf den Seiten der Ascidiozooide dunkle Flecke auf, die zuweilen so häufig sind, daß der Ascidiozooidenkörper ganz scheckig erscheint. Zunächst möchte man an ausgebleichte Pigmente denken. Die genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß diese Flecke der Außenwand des Peribranchialraumes zugehören und sich als höchst eigenartig umgebildete Stellen des äußeren Peribranchialepithels von länglicher oder kreisförmiger Begrenzung und nach außen schwach konvex vorgewölbter Oberfläche darstellen (Taf. XL, Fig. 21). Die Zellen dieses Raumes erscheinen entweder ganz oder nur in einer Ecke mit dicht aneinander gedrängten Vakuolen erfüllt; das nach HEIDENHAIN stark färbbare Plasma ist auf einen zentralen Bereich zurückgedrängt, von dem aus es in dünnen Fäden netzartig den Zellraum durchstrahlt. Vielfach ist in diesem zentralen Plasma der längliche färbbare Kern noch nachweisbar, oft erscheint er aber auch in eine schwarze, nicht mehr scharf begrenzte Masse aufgelöst. Zuweilen tritt eine großkugelige Vakuole, welcher der langgestreckte Kern anliegt, an die Stelle vieler kleinerer. Die Zellgrenzen der polygonalen Plattenzellen werden vielfach in dickeren randlichen Plasmasträngen noch erkennbar. Nahezu lückenlos umsäumt erscheint der gesamte Komplex von Zellen, welche mit unregelmäßig begrenzten schwarzen Körnern dicht angefüllt sind.

Man könnte zunächst vermuten, es handle sich in diesen Bildungen um Kunstprodukte. Dem widerspricht jedoch das Vorkommen bei verschiedenen Species und bei allen Stöcken derselben Art, wo sie auch herstammen mögen, einschließlich der jüngeren und jüngsten Tiere. Viererkolonien lassen bereits diese Flecke erkennen. Höchstwahrscheinlich handelt es sich um Degenerationserscheinungen, deren Verlauf bei jüngeren Tieren sich genau verfolgen läßt. Ich fand solche Bildungen auch noch, aber vereinzelter, bei *P. aherniosum*.

1. *Pyrosoma atlanticum* PERON var. *giganteum* LESUEUR.

Hierzu Taf. XXXVI, XXXVII, Fig. 3—11, Taf. XXXVIII, XXXIX, XL, Fig. 1—21, Taf. XLIII, Fig. 4 u. 8.

P. atlanticum PERON, 1804, S. 437; 1807, S. 485, Pl. XXXI, Fig. 1, 2.
P. giganteum LESUEUR, 1815, S. 70, Pl. I, Fig. 1—3, 5—15.
P. elegans LESUEUR, 1813, S. 283, Pl. V, Fig. 2; 1815, S. 414, Pl. I, Fig. 4.
P. giganteum LES., SAVIGNY, 1816, S. 51, Pl. IV, Fig. 7, Pl. XXII und XXIII.
P. elegans LES., VOGT, 1848, S. 59—66.
P. giganteum LES. und *elegans* LES., KEFERSTEIN und EHLERS, 1861, S. 72, Taf. XII, Fig. 4—9.
P. giganteum LES., PANCERI, 1873, Pl. I, Fig. 1—3.
P. giganteum LES. und *P. atlanticum* PER., HERDMAN, 1888, S. 25, 26, Pl. I.
P. giganteum LES., JOLIET, 1888, Pl. I—IV.
P. giganteum LES. und *P. atlanticum* var. *tuberculosum* SEELIGER, 1895, S. 61, Taf. I u. II, Taf. IV, Fig. 3 u. 4; S. 58, Taf. IV, Fig. 1—7.
P. elegans LES., BONNEVIE, 1896.
P. elegans LES., JULIN, 1904, S. 544.

P. giganteum LES., RITTER, 1905, S. 98, Fig. 30, 31.
P. giganteum LES., IHLE, 1910, S. 11, 12.
P. giganteum LES., JULIN, 1912.
P. giganteum LES., KRÜGER, 1912, S. 5 ff.

Was die aus den vorstehenden Litteraturangaben hervorgehende Zugehörigkeit zu dieser Varietät von *P. atlanticum* anlangt, so läßt sie sich natürlich, nach dem was vorhin ausgeführt wurde, nicht in allen Fällen mit absoluter Sicherheit feststellen. Jedenfalls aber ist, wie schon S. 392/93 begründet wurde, das *P. elegans* LESUEUR's mit *P. giganteum* LES. identisch. Deshalb werden auch alle späteren Autoren, welche von *P. elegans* reden (KEFERSTEIN und EHLERS, BONNEVIE, JULIN), sicherlich nur Kolonien von var. *giganteum* vor sich gehabt haben. Diese so benannten Stöcke stammten aus dem Mittelmeer; meines Wissens ist aber thatsächlich noch an keinem Orte desselben, wo überhaupt Pyrosomen gefangen wurden oder noch gefischt werden (Neapel, Villafranca, Monaco), ein Stöckchen beobachtet worden, das der Beschreibung LESUEUR's und zugleich seinen Zeichnungen (1813, Pl. V, Fig. 2, und 1815, Pl. I, Fig. 4) entspräche. Das von HERDMAN, Pl. II, Fig. 8 gezeichnete und S. 34 beschriebene Stöckchen dürfte, wie schon SEELIGER vermutete, eine *P. aherniosum*-Kolonie sein.

Was die nach PERON's *P. atlanticum* benannten Kolonien der Autoren anlangt, so möchte ich die von HERDMAN zitierte 9,5 cm lange Kolonie für var. *giganteum* halten, und ferner muß SEELIGER's *P. atlanticum* var. *tuberculosum* zu var. *giganteum* gerechnet werden. Denn es ist für mich ohne Zweifel, daß SEELIGER in seinen bis 6 cm langen Stöcken von *P. atlanticum* var. *tuberculosum* jüngere Kolonien der kurzschlundigen Form von var. *giganteum* vor sich hatte (vergl. seine Taf. III, Fig. 1, eine klare Zeichnung eines jüngeren Ascidiozooids von var. *giganteum* mit dem entstehenden dorsalen Fortsatz, wie ihn immer die jungen Tiere in alten und jungen Stöcken zeigen). Dagegen möchte ich bestimmt glauben, daß die von HUXLEY (1851, S. 580) beschriebene und (Pl. XVII) abgebildete Kolonie zu var. *levatum* zu zählen sei.

Diagnose: Länge der Kolonie bis 60 cm. Kegel- oder walzenförmig. Mantel mit (bis 5 mm) langen, meist lanzettlichen, ventral löffelförmig ausgehöhlten Fortsätzen an der Dorsalseite der Mundöffnung. Körper prismatisch, langgestreckt, 16—18 mm lang. Schlundrohr lang-schlotförmig ausgezogen, bis 9 mm lang. Circumoralfeld stark ventralwärts geneigt; Ingestionsöffnung sehr weit. Endostyl meist distalwärts mäßig aufsteigend. Kiemenspaltenfeld in der Jugend abgerundet, im Alter prismatisch, distalwärts verschmälert. Kiemenspalten 50, Längsgefäße 20, Rückenzapfen bis 12. Cloake mittellang. Hoden aus 20 und mehr Läppchen bestehend, buchtet die ventrale Körperwand stark bruchsackartig vor. Männlich vorreif. Hoden relativ spät reifend.

2. *P. atlanticum* PERON var. *levatum* SEELIGER.

Hierzu Taf. XLII, Fig. 4—6.

P. atlanticum HUXLEY, 1851, S. 580, Pl. XVII.
P. atlanticum var. *levatum* SEELIGER, 1895, S. 58, Taf. III, Fig. 9—13, Taf. IV, Fig. 5.
P. giganteum LESUEUR var. *atlanticum* PERON, KRÜGER, 1912, S. 5 ff.

Diagnose: Länge der Kolonie bis 26 cm, kegel- oder walzenförmig. **Mantel glatt, ohne jegliche Fortsätze,** im Umkreise der Ingestionsöffnung rings herum gleich hoch und trichterförmig eingesenkt. Körper prismatisch, langgestreckt, bis 5 mm lang, Präbranchialzone sehr kurz, Schlundrohr fehlt, Circumoralfeld nicht geneigt. Endostyl (ebenso wie die Rückenfläche) in der Jugend schwach und gleichmäßig gekrümmt, im Alter geradegestreckt, stabförmig. Kiemenspaltenfeld in der Jugend elliptisch-rundlich, im Alter prismatisch. Kiemenspalten bis 45, Längsfalten bis 16, Rückenzapfen 9; Cloake von mittlerer Länge. Hoden buchtet die ventrale Körperwand stark bruchsackartig vor, aus 12—15 Läppchen bestehend. Männlich vorreif.

Wie schon erwähnt, halte ich den von Huxley (1851) als *P. atlanticum* beschriebenen 25 cm langen Stock für ein *P. atlanticum* var. *levatum*. Pl. XVII, Fig. 1 zeichnet er ein altes Ascidiozooid in wundervoller Klarheit mit denjenigen Merkmalen, welche ich vorhin als charakteristisch für diese Varietät angab. Im Text (1851, S. 581) lesen wir dazu: „The outer surface of the cylinder was covered with a multitude of small projections." Gemeint können nach der Zeichnung nur die trichterförmigen Erhebungen des Mantels um die Ingestionsöffnung sein. Daß diese Varietät sich mit Seeliger's (1895) *P. atlanticum* var. *levatum* deckt, wurde gleichfalls ausgeführt.

Von der Art mit den eben gekennzeichneten Merkmalen wurde von der „Valdivia" unter anderen auf Station 74 ein größerer Schwarm von 65 kleinen Stöckchen von 5—12 mm Länge bei 5—6 mm Breite durch einen Vertikalzug in 3000 m Tiefe erbeutet. Sie sind zum Teil in Flemming'scher Flüssigkeit, zum Teil in Sublimat und Alkohol konserviert und prachtvoll erhalten. Die längsten bestehen aus etwa 7—8 älteren, sehr dicht aber regelmäßig gelagerten Etagen oder Ringen, zwischen denen bereits 2—3 jüngere unregelmäßigere durch nachfolgende Wanderknospen (vergl. oben S. 300) gebildet sind. Auch die Lagerung der (im Vergleiche zu gleich langen Stöcken von var. *giganteum*) kleinen Ascidiozooide ist sehr dicht. Die Ringe sind nicht 8-gliedrig, sondern es liegen bis 13 Ascidiozooide in einer Etage.

Charakteristisch für diese Art scheint die reiche Pigmentierung zu sein, wie sie in dieser Ausdehnung und Dichte noch bei keiner anderen Form bisher beobachtet worden ist. Nicht nur die gesamte ventrale Körperwand, von der Cloake an, erscheint mit äußerst fein sternförmig verästelten Pigmentzellen von intensiv karminroter Farbe besetzt (Taf. XLII, Fig. 4 u. 6), sondern auch um die Ingestionsöffnung liegt ein Kränzchen solcher Pigmentzellen (Taf. XLII, Fig. 5), wie ich es vereinzelt auch bei *P. aherniosum* beobachtete, und endlich zieht sich die Pigmentierung von da zwischen den beiden Kiemenlamellen median bis zum Ganglion hinauf und setzt sich über dieses hinaus auf die Rückenseite fort (Taf. XLII, Fig. 4, 5). Merkwürdigerweise sind die an der Spitze der Kolonie gelegenen 4 Primärascidiozooide am stärksten pigmentiert. Die Ascidiozooide der folgenden Reihen erscheinen um so ärmer mit Pigmentzellen ausgestattet, je weiter die Reihe von der Spitze absteht.

Das Material enthält eine ganze Reihe „Viererkolonien", die sich ebenfalls durch diese charakteristische Pigmentierung auszeichnen. Es darf wohl als sicher angenommen werden, daß diese auch zu *P. atlanticum* var. *levatum* gehören (siehe darüber Genaueres S. 407 ff.).

e) *Pyrosoma triangulum* n. sp.

Hierzu Taf. XLIII, Fig. 2 und 9.

Pyrosoma triangulum wurde von der „Valdivia" in einem 8 cm langen, dünn-walzenförmigen Stöckchen auf Station 263 mit dem Trawl in 823 m Tiefe nahe unter der Küste von Somaliland erbeutet.

Die Manteloberfläche erscheint nicht glatt, der Stockkörper wird vielmehr von einzelnen mittellangen Schlundrohren mit kurzem dorsalen Fortsatz überragt, so daß man auf den ersten Blick die Kolonie für *P. atlanticum* var. *giganteum* halten möchte.

Allein die Körperform der Ascidiozooide ist, und zwar auch schon bei den jungen Einzeltieren (Taf. XLIII, Fig. 9), so charakteristisch, daß ich nicht zweifle, es handle sich um eine selbständige, aber *P. atlanticum* var. *giganteum* nahestehende Art.

Die hochgewölbte vordere Stirnfläche und die ebenso stark hervortretende vordere Ventralfäche habe ich bei var. *giganteum* nie beobachtet. Auch nicht den so stark nach hinten aufsteigenden und im vorderen Teile, besonders bei jungen Tieren, scharf gekrümmten Endostyl. Dadurch nimmt einmal der Kiemenkorb die eigentümlich abgerundet-dreieckige, an *Anchinia* erinnernde Form an, die aus denselben Gründen ähnlich nur bei *P. Agassizi* und *P. verticillatum* wiederkehrt. Die Dorsoventralachse des Kiemenkorbes ist darum stets länger als die horizontale. Und sodann erscheinen infolgedessen Darmtraktus, Hoden und Cloake sehr hoch hinaufgerückt. Eine Verbindungslinie von der Ingestions- zur Cloacalöffnung zieht daher oberhalb der Mitte. Diese Lagebeziehungen lassen auch, wie bemerkt, sämtliche jüngere Tiere bereits erkennen (Taf. XLIII, Fig. 9). Das dicke, schräg aufwärts gerichtete Schlundrohr hält in Bezug auf seine Länge die Mitte zwischen dem von *P. atlanticum* var. *levatum* und var. *giganteum*. Wie bei der letzteren Form ist das Circumoralfeld ventralwärts geneigt und mit dorsal gerichtetem, aber nur sehr kurzem, nicht hervortretenden lanzettlichen Mantelfortsatz ausgestattet. Den jüngeren Tieren fehlt der dorsal gerichtete Mantelfortsatz, ihr Schlundrohr erscheint kurz und breit abgestutzt. Die Cloake will mir umfangreicher erscheinen, als bei gleich großen Tieren von *P. atlanticum* var. *levatum* und var. *giganteum*. Der Darmtraktus ist relativ zart entwickelt, der Oesophagus auffällig kurz. Die übrigen Merkmale seien in folgendem kurz mitgenannt.

Diagnose: Länge der Kolonie 8 cm. Walzenförmig. Mantel mit kurzen lanzettlichen Fortsätzen an der Dorsalseite der Ingestionsöffnung. Körper abgerundet-dreieckig, mit stark gewölbter Rücken- und Bauchseite, 6 mm lang; Schlundrohr mäßig lang, breit, ein Viertel der Körperlänge ausmachend. Circumoralfeld nur mäßig ventral geneigt. Endostyl distalwärts stark aufsteigend. Kiemenspaltenfeld abgerundet, elliptisch-dreieckig. Kiemenspalten bis 27, Längsfalten meist 14, Rückenzapfen 8. Cloake umfangreich. Hoden aus etwa 15 Läppchen bestehend, buchtet die hintere ventrale Leibeswand bruchsackartig vor, reift vor dem Ei; Stock also protandrisch.

f) Anhang.

Die kleinsten, ein- und zweireihigen Kolonien.

Dank der vorzüglichen Konservierung des Pyrosomenmaterials war es mir möglich, alle Kolonien bis herab zu den drei- und vierreihigen sicher zu bestimmen. Noch kleinere Stöckchen, „Viererkolonien“ und die erst aus zwei, zum Teil noch unvollständigen Etagen bestehenden Kolonien einzureihen, ist bisher nicht gelungen. Es erhebt sich die Frage, ob die Bestimmung der kleinsten Stöckchen überhaupt unmöglich ist (wie es z. B. für die alten *Doliolum*-Ammen zutrifft), weil noch keine Artmerkmale an den jungen Ascidiozooiden ausgeprägt sind, oder ob bislang die Unterscheidung nur deshalb nicht gelang, weil die offenbar sehr wenig hervortretenden Artmerkmale nicht erkannt wurden. Meine Beobachtungen lassen mich das letztere annehmen.

Das sicherste Mittel zur Bestimmung der kleinen Kolonien wäre natürlich die Züchtung; sie dürfte aber, wenn überhaupt, wohl sehr schwer gelingen und würde sich zunächst wohl auch immer nur auf leichter zu erlangende Arten beschränken müssen. Dem Bearbeiter konservierten Materials bietet sich meines Erachtens nur eine Möglichkeit zur Erkennung, wenn eine nahezu lückenlose Reihe von solchen Anfangsstadien der Stockbildung einer Art bis zur sicher erkennbaren Kolonie vorliegt.

Dieser Fall findet sich im Pyrosomenmaterial der Deutschen Tiefsee-Expedition mehrfach verwirklicht. So wurden z. B. auf Station 223 65 kleine Stöckchen, vom „Vierer“ bis zur dreireihigen Kolonie gefischt, die zweifellos zwei Arten, und zwar *P. atlanticum* und *verticillatum* zugehören. Neben den 15 sicher erkennbaren $^1/_2$—2 cm langen Stöcken von *P. verticillatum* aus diesem Fange finden sich etwa ebenso viel (16) kleinste Kolonien von 1—3 Etagen mit übereinstimmenden, ganz charakteristischen Merkmalen, welche diese Stöckchen nicht nur als zu einer Art gehörig erscheinen lassen, sondern auch mit den großen Kolonien von *P. verticillatum* verbinden. Wenn dann von anderen Stationen nur solche kleinste, bisher unbestimmbare Kolonien vorliegen, so muß es doch möglich sein, mit ziemlicher Sicherheit die Artzugehörigkeit dieser festzustellen und davon andere mit anderen Merkmalen zu unterscheiden.

Die genaue vergleichende Durchmusterung der 150 kleinsten, ein- bis zweireihigen Pyrosomenstöckchen aus dem „Valdivia“-Material hat mir zunächst folgende allgemeine Ergebnisse geliefert:

Nach der Oberflächenbeschaffenheit des Mantels kann man die Viererkolonien unterscheiden in solche mit völlig glatter Oberfläche, sie sind sehr selten, ferner in solche, bei denen die Manteloberfläche in unregelmäßig polygonale (fünf- und sechseckige) Flächen gefeldert erscheint, welche mit scharfen, jedoch nicht besonders hervortretenden Kanten aneinander stoßen; diese Sorte macht unter den mir vorliegenden Stöckchen die Hauptmasse aus. Endlich finden sich zahlreiche Viererkolonien, deren Oberfläche mit Mantelfortsätzen besetzt ist, die meist kurz und scharfspitzig-dornig sind, in einzelnen Fällen aber auch dreikantige, stumpfe Stacheln von gewaltiger Länge darstellen (vgl. Taf. XLIV, Fig. 5, 6 u. 10).

Hinsichtlich der Entstehungszeit der Mantelfortsätze sei bemerkt, daß sie erst nach der Geburt, und zwar wohl recht rasch sich bilden mögen; denn die größten Viererkolonien,

wie man sie ja zu Hunderten aus einem alten Stocke isolieren kann, besitzen stets eine glatte Oberfläche. Hinsichtlich des Persistierens verhalten sich die Arten offenbar verschieden. Bei *P. aherniosum* trifft man an der Spitze drei- und vierreihiger Kolonien noch dreikantige, spitze Dornen, wie sie z. B. Seeliger (1895) Taf. IV, Fig. 8 an einem dreireihigen Stocke zeichnet. Auch drei- bis vierreihige Kolonien von *P. verticillatum* besitzen an der Spitze noch eine deutlich erkennbare polygonale Mantelfelderung.

Es wäre nun sicher gewagt, allein nach der Beschaffenheit der Mantelfortsätze die Kolonien einreihen zu wollen, aber ein brauchbares Merkmal stellen sie in Verbindung mit anderen Merkmalen sicher dar.

Was die Form der jungen Ascidiozooide in den ein- bis zweireihigen Kolonien anlangt, so ergeben sich zwei Typen. In gewissen Kolonien, wo eine 2. Etage zum Teil oder ganz angelegt ist, fallen die 4 Primärascidiozooide durch ihre Höhe und Schmalheit auf, sie sind oft über das Doppelte so hoch als breit, infolgedessen sind auch die Kolonien selbst lang und dünn (Taf. XLIV, Fig. 3). In anderen Stöckchen erscheinen die älteren Ascidiozooide rundlich, meist länger als hoch. Die Stöckchen sind daher selbst auch (bei 2 Etagen) nahezu kugelig. Die Ascidiozooide des ersten Typus besitzen ein gerade gestelltes, die des zweiten ein ventral geneigtes Mundfeld und einen relativ tiefen Manteltrichter um dasselbe, der bei den ersteren fehlt.

Schließlich gewährt auch die Entwickelung der Geschlechtsorgane Unterscheidungsmöglichkeiten. Bei den jungen Primärascidiozooiden gewisser ein- bis zweireihiger Kolonien kann man bei Betrachtung mit der binokulären Lupe (bei 16—20-facher Vergrößerung) deutlich Hoden und Ovar als zwei winzige Zellgruppen erkennen, bei anderen wieder absolut nicht; erst bei Aufhellung und Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen lassen sich die viel weniger entwickelten Zellgruppen auffinden.

Hält man alle diese Thatsachen zusammen und vergleicht hierauf die entsprechenden Merkmale ausgewachsener Ascidiozooide, so gelangt man zu folgenden Einzelergebnissen über die Beschaffenheit der jüngsten Kolonien verschiedener Arten.

P. verticillatum: Die Viererkolonien haben einen polygonal gefelderten Mantel mit scharfen Kanten, aber ohne Stacheln. Kolonien von 1 und $1^1/_2$ Reihen (d. h. solche, bei denen die zweite Reihe erst aus 4 anstatt aus 8 Individuen besteht) und 2 vollständigen Reihen sind bis 4 mm lang und dünn. Die Oberfläche zeigt keinerlei Erhebungen, die Spitze des Stöckchens ist noch deutlich polygonal gefeldert. Die 4 Primärascidiozooide sind über das Doppelte höher als breit, das Oralfeld steht gerade, der Manteltrichter um dasselbe ist noch nicht ausgebildet. Die Ascidiozooide der 2. Etage sind im Vergleich zu den 4 Primärascidiozooiden sehr klein (Gegensatz zu *P. atlanticum* var. *levatum* und *giganteum, aherniosum*), kaum $^1/_4$mal so hoch (Taf. XLIV, Fig. 3). Die dreireihigen Stöckchen sind schon mehr eiförmig und sofort daran zu erkennen, daß die 3. Etage, wenn vollständig, nie nur 8, wie bei anderen Arten, sondern meist 11 oder 12 Individuen aufweist. Die Ascidiozooide lassen die Geschlechtsorgane als kleine Zellgruppen (mit der binokulären Lupe) erkennen, und zwar sind bei zweireihigen Stöckchen die Geschlechtsdrüsen der zweiten Reihe entwickelter als bei den Primärascidiozooiden.

P. atlanticum var. *levatum:* Die Viererkolonien sind fast glatt, die Felderung ist verschwindend. Die Ascidiozooide sind so breit als hoch, mit verschmälertem kurzen Schlund-

rohr, das Oralfeld ist sehr wenig geneigt, der Manteltrichter bereits ausgebildet. Zweireihige Kolonien erscheinen ganz glatt. Die Ascidiozooide der zweiten Reihe sind hinsichtlich der Größe weniger von den Primärascidiozooiden verschieden als bei *P. verticillatum*. Die zweite Reihe steht dicht über der ersten. Das Haupterkennungsmittel aber dürfte die mehr oder weniger dichte Pigmentierung an der Ventralseite der Primärascidiozooide sein, die keine andere Species aufweist.

P. atlanticum var. *giganteum* und *aherniosum* sind in den jüngsten Stadien der Stockbildung einander sehr ähnlich. Die Viererkolonien beider besitzen mehr oder weniger lange, dreikantige Mantelfortsätze, die den Stöckchen ein außerordentlich stacheliges Aussehen verleihen (Taf. XLIV, Fig. 5 u. 10). Sie scheinen bei den Kolonien von var. *giganteum* im allgemeinen länger, kräftiger und zahlreicher zu sein als bei *P. aherniosum*; jedenfalls liegen mir Viererkolonien vor, die unzweifelhaft zu *P. aherniosum* gehören und größere Manteldornen nur im Umkreise des Diaphragmas zeigen, im übrigen aber ziemlich glatt, nur an der Spitze deutlich gefeldert sind. Schon Seeliger (1895, S. 66, Taf. IV, Fig. 9 und 11) vermutete in den besonders dornigen Viererkolonien aus dem Material der Plankton-Expedition solche von *P. aherniosum* oder auch *P. atlanticum*. Es ist wahrscheinlich, daß sich unter ihnen auch Stöckchen von var. *giganteum*, aber kaum von *P. atlanticum* var. *levatum* gefunden haben. Bei beiden Arten erhalten sich auch die Dornen relativ lange, drei- bis vierreihige Stöcke von 5 bis 6 mm Länge können noch auf der gesamten Oberfläche mit ihnen besetzt erscheinen. Die Ascidiozooide sind bei beiden nicht nur lockerer angeordnet, weiter voneinander abstehend als bei *P. verticillatum* und *atlanticum* var. *levatum*, sondern auch größer, und der Querabstand des Kiemendarmes von Kieme zu Kieme ist größer als bei den anderen Formen, besonders gegenüber *P. verticillatum*. Der Ascidiozooidenleib erscheint daher bereits in der frühesten Jugend bei Aufsicht von vorn fast kugelig (nicht prismatisch verengt, wie später und bei *P. verticillatum*). Charakteristisch ist für beide Arten ferner das bereits in der Viererkolonie verlängerte Schlundrohr, an dem die Dorsalseite (bei seitlicher Betrachtung) in einer schönen F-Linie herabzieht, und welches dem Körper eine proximalwärts zugespitzte Form verleiht, die die Ascidiozooide auch später noch auszeichnet. Infolgedessen erscheint auch der Körper von der Seite länger als hoch, die Mundöffnung außerordentlich weit geöffnet, das Oralfeld bereits stark ventral geneigt und von einem relativ sehr tiefen Manteltrichter umwallt. Schon die jüngsten Primärascidiozooide zeigen auf den Peribranchialwänden die charakteristischen Flecke (S. 403).

Bei *P. aherniosum* wird nun die zweite Etage so dicht über der ersten angelegt wie bei keiner anderen Form, d. h. die Wanderknospen erster Ordnung treten so weit in den Zwischenraum zwischen die Muttertiere hinein, daß die zweireihige Kolonie völlig kugelig wird (im Gegensatz besonders zu *P. verticillatum* mit der hohen schlanken Form). Die Länge beträgt darum auch fast 1 mm weniger (3 mm), als bei einer zweireihigen Kolonie von *P. verticillatum*.

Was nun die ein- und zweireihigen Kolonien von *P. aherniosum* und *P. atlanticum* var. *giganteum* unterscheidet, ist die Entwickelung der Geschlechtsorgane. Bei *P. aherniosum* sind Ei und Hoden in den Primärascidiozooiden einer Viererkolonie schon so weit entwickelt wie bei keiner anderen Art, auch nicht bei *P. verticillatum*. Man erkennt z. B. oft im birnförmigen Ovar deutlich den Eikern mit der binokulären Lupe (bei 16-facher Vergrößerung),

der Hoden bildet ein deutliches Träubchen. Bei var. *giganteum* ist dagegen in gleichaltrigen Stöcken davon nichts zu erkennen.

Weiterhin prägt sich ja in drei- und vierreihigen Stöcken (von 5—6 mm Länge) besonders der Artcharakter von *P. aherniosum* in dem gleich starken, walzigen und gewaltig über die Stockoberfläche tretenden Schlundrohr so scharf aus, daß eine Verwechselung auch aus diesem Grunde nicht mehr möglich ist. Die dreireihigen Stöcke von *P. atlanticum* var. *giganteum* lassen sich von den gleich großen von der Varietät *levatum* leicht durch deren lockere Verteilung, die Größe und zugespitzte Form der Ascidiozooide von der ersteren Art unterscheiden (vergl. oben S. 399 ff.). Von *P. Agassizi, spinosum* und *operculatum* kenne ich keine kleinsten Kolonien. Solche von *P. triangulum* dürften sich vorerst von *P. giganteum* nicht unterscheiden lassen.

g) Bestimmungstabelle[1]).

Pyrosomata fixata. Knospen nicht wandernd. Dornige Mantelfortsätze ventral vor der Ingestionsöffnung. Cloacalmuskel über dem Peribranchialraum gelegen.

1. Körper (jüngerer Tiere)[2]) elliptisch, höher als lang; Cloake sehr kurz und weit geöffnet. *P. Agassizi* Ritter und Byxbee.
2. Körper langgestreckt; birn- bis keulenförmig, Cloake sehr lang, zum Teil ventral geöffnet . . . . . *P. spinosum* Herdman.

Pyrosomata ambulata. Knospen mittels Phorocyten wandernd. Mantelfortsätze fehlend oder dorsal vor der Ingestionsöffnung. Cloakenmuskel über der Cloake gelegen.

I. Mantel glatt, ohne Fortsätze.

A. Schlundrohre kurz, nicht über den Stockkörper hervorragend. Mantel um die Ingestionsöffnung mehr oder weniger trichterförmig eingesenkt.

3. Körper rund, meist höher als lang, Cloake sehr kurz und sehr weit geöffnet. Hoden die Hinterwand kaum hervorbuchtend. Ei reift vor dem Hoden. *P. verticillatum* Neumann.
4. Körper langgestreckt, prismatisch, Cloake fast die Hälfte des übrigen Körpers. Hoden die Ventralwand bruchsackartig hervorbuchtend. Hoden reift vor dem Ei. *P. atlanticum* Peron var. *levatum* Seeliger.
5. Körper langgestreckt, spatelförmig. Cloake fast so lang wie der übrige Körper, nach der Dorsalseite zu geöffnet (gleichsam mit einer kapuzenförmigen, in die Stockhöhle hineinragenden Klappe überdeckt). Hoden die Ventralwand bruchsackartig hervorbuchtend. Ei reift vor dem Hoden . . . . . *P. operculatum* Neumann.

B. Schlundrohre lang, über den Stockkörper hervorragend. Mantel die Ingestionsöffnung kraterartig umwallend.

6. Körper langgestreckt, Schlundrohr fast so lang wie der übrige Körper, Cloake kurz. Hoden die Ventralwand nicht hervorbuchtend. Ei reift vor dem Hoden. *P. aherniosum* Seeliger.

II. Mantel mit dorsal vor der Ingestionsöffnung stehenden, meist lanzettlichen Fortsätzen. Schlundrohre über den Stockkörper hervorragend. Hoden die Ventralwand bruchsackartig hervorbuchtend, reift vor dem Ei.

1) *P. minimum* Seeliger (1895, S. 63, Taf. IV, Fig. 1 und 3) ist nicht aufgenommen. 2) Vgl. S. 387 ff.

7. Körper (ohne Schlundrohr) abgerundet-dreieckig, stark nach hinten-oben verschmälert, Schlundrohr mittellang . . . . . *P. triangulum* NEUMANN.
8. Körper langgestreckt, spindelförmig, Schlundrohr kann die Länge des übrigen Körpers übertreffen . . . . . *P. atlanticum* PERON var. *giganteum* LESUEUR.

III. Faunistischer Teil.

1. Die horizontale Verbreitung der Pyrosomen.

Die Deutsche Tiefsee-Expedition hat, wie der systematische Teil gezeigt haben dürfte, hinsichtlich der Anzahl der erbeuteten Pyrosomenarten ein überaus günstiges Resultat erzielt. Der folgende Abschnitt wird dasselbe auch bezüglich der Verbreitung der Pyrosomenformen darthun.

Aus dem Atlantik waren bisher 4 Formen, nämlich *P. spinosum, aherniosum, atlanticum* und *giganteum* bekannt. Die „Valdivia" konnte hier bis auf *P. spinosum* alle wiederfinden.

Aus dem Indischen Ocean waren, soweit mir die Litteratur bekannt ist, bis zur Heimkehr der Deutschen Tiefsee-Expedition Pyrosomen nicht namhaft gemacht worden. Es wurde in diesen unerforschten Gebieten ein Formenreichtum an Pyrosomen nachgewiesen, der, wenigstens nach dem heutigen Stande unserer Kenntnis, offenbar den des Atlantik und Pacifik übertrifft. Die „Valdivia" erbeutete hier nicht weniger als 8 Arten, nämlich alle 4 aus dem Atlantik bekannten Species und dazu noch 4 neue Arten, nämlich *P. Agassizi, verticillatum, operculatum* und *triangulum.*

P. Agassizi RITTER und BYXBEE.

P. Agassizi wurde von der Deutschen Tiefsee-Expedition zum ersten Male auf Station 182, im Südäquatorialstrom nördlich der Cocosinseln, also im Indischen Ocean erbeutet. Von da ab gelangte es immer wieder, während der ganzen Fahrt durch den tropischen Indischen Ocean, im ganzen auf 14 Stationen (182, 194, 196, 203, 215, 217, 218, 226, 250, 251, 252, 255, 261, 263), in 25 Stöckchen in die Netze. Im Atlantik hat die „Valdivia" diese Art nicht aufgefunden. Daß sie aber auch hier recht verbreitet ist, haben die kürzlich veröffentlichten Ergebnisse des Fürsten VON MONACO (KRÜGER, 1912) gezeigt. In den Jahren 1885—1910 wurde *P. Agassizi* von ihm an 7 Stationen des nördlichen Atlantischen Oceans erbeutet. Vom „Albatross" wurde 1899 im tropischen Pacifik, in der Nähe der Marquesasinseln, ein Exemplar dieser neuen Art gefischt und von RITTER und BYXBEE (1906) als *P. Agassizi* beschrieben. Die Autoren fügen ihrem Berichte an, daß auch im Sommer 1902 in der Nähe von Hawaii, also ebenfalls im tropischen Pacifik, vom „Albatross" eine solche Kolonie gefangen wurde. Die „Siboga"-Expedition wies *P. Agassizi* gewissermaßen auf der Grenze zwischen dem tropischen Indik und Pacifik in der Nähe der Molukkeninsel Keram nach.

P. spinosum Herdman.

Diese mit *P. Agassizi* nahe verwandte Art wurde — wenn wir von den zweifelhaften „Talisman"-Exemplaren absehen — durch den „Challenger" für den Nord- (westlich der Azoren) und Südatlantik (nordwestlich Tristan da Gunha) nachgewiesen. Die Deutsche Tiefsee-Expedition konnte *P. spinosum* zwar im Atlantik nicht wiederfinden, stellte aber zum ersten Mal die Verbreitung dieser Art im tropischen Indischen Ocean (auf den Stationen 256, 257, 265) nahe der ostafrikanischen Küste fest. Etwa 10 Breitengrade nördlich von Station 265, an der Küste von Arabien, in der Nähe von Ras Merbad, beobachteten auch Bonnier und Perez am 3. März 1901 die riesenhaften Schwärme ihres gewaltigen *P. indicum,* worunter sicher *P. spinosum* Herdman zu verstehen ist (vgl. S. 381). Im Nordatlantik wurde *P. spinosum* (?)[1]) sogar an der Westküste von Irland (Farran 1906) und bei Cap St. Mary (Azoren, Farran 1909) nachgewiesen.

P. verticillatum Neumann.

Diese neue Form fand die „Valdivia" in zahlreichen Exemplaren, aber nur auf einer kurzen Fahrtstrecke im tropischen Indischen Ocean an insgesamt 9 Stationen (von Station 217—235), etwa von Ceylon bis zu den Seychellen.

P. atlanticum Peron var. *levatum* Seeliger und var. *giganteum* Lesueur[2]).

Beide nahe verwandte Formen sind bereits seit langem von zahlreichen Orten des Atlantik (Peron, Quoy und Gaimard, Benett, Meyen, Huxley, „Challenger"-, Plankton-Expedition) und des Pacifik (Huxley, "Challenger", Ritter und Byxbee) bekannt. Die „Valdivia" erbeutete beide Varietäten nicht nur im Atlantik wieder, sondern wies sie auch für den Indischen Ocean nach (siehe Tabelle). Hervorzuheben sind vielleicht der Vertikalnetzfang von Station 74, aus dem Benquelastrom des Atlantischen Oceans, wobei 65 kleine, bis 12 mm lange Stöckchen der *levatum*-Form ins Netz gerieten, und ein ähnlicher Fall von Station 223, aus dem Indischen Ocean, wo insgesamt 65 ebenfalls nur kleine Stöckchen von der Varietät *levatum* und *P. verticillatum* gefangen wurden.

Was das Vorkommen im Mittelmeer anlangt, so steht fest, daß trotz aller Aufzählungen in der Litteratur (Vogt, Keferstein und Ehlers, Bonnevie, Julin) weder ein *P. elegans,* noch *P. atlanticum* var. *levatum* daselbst vorkommt, sondern nur die Varietät *giganteum,* und zwar in seiner besonders langschlundigen, gewissermaßen typischsten Form.

P. operculatum Neumann.

P. operculatum erbeutete die „Valdivia" in nur einem Exemplar auf Station 228 des tropischen Indischen Oceans.

1) Vgl. oben S. 380.

2) In den Tabellen und auf der Karte habe ich, um den älteren Autoren gerecht zu werden und um Verwirrung zu vermeiden, die alten Bezeichnungen *P. atlanticum* und *P. giganteum* für beide Varietäten angewendet.

P. aherniosum SEELIGER.

P. aherniosum wurde zuerst von der Plankton-Expedition an 11 Stationen des tropischen Atlantik, etwa zwischen dem 16. Grade nördl. und dem 5. südl. Breite aufgefunden. In denselben Gewässern, dem Guineastrom und dem Südäquatorialstrome, traf auch die „Valdivia" diese Form wieder an. Noch nördlicher, auf dem 37.° nördl. Breite, wurde die Art von ALBERT VON MONACO bei den Azoren 1904 erbeutet. Die Deutsche Tiefsee-Expedition stellte aber außerdem auch die Verbreitung von *P. aherniosum* im tropischen Indischen Ocean fest, und zwar wieder nur, wie bei *P. verticillatum,* in einem engen Gebiet, etwa von Ceylon bis zum Chagos-Archipel. Auf der Grenze zwischen dem Atlantischen und Indischen Ocean, auf Station 102 (bei Port Elisabeth), gelangten ebenfalls 2 Stöckchen von *P. aherniosum* ins Netz.

P. triangulum NEUMANN.

Nur ein Stock dieser Art wurde (auf Station 263), im Indischen Ocean, nahe unter der Küste von Somaliland, erbeutet.

Die nachfolgende Tabelle giebt eine Uebersicht über die aus den einzelnen Meeresbecken bisher bekannt gewordenen Pyrosomen. Dabei bedeutet ein | eine aus dem betreffenden Meeresteile bereits vor der „Valdivia"-Expedition erbeutet gewesene Art; ferner ein + eine bekannte Art, die in dem betreffenden Meeresteile durch die Deutsche Tiefsee-Expedition zum ersten Male nachgewiesen wurde; o bedeutet von der „Valdivia" erbeutete neue Form.

	Atlantischer Ocean	Indischer Ocean	Pacifischer Ocean
P. Agassizi	|	+	|
P. spinosum	|	+	.
P. verticillatam	.	o	.
P. operculatum	.	o	.
P. aherniosum	|	+	.
P. atlanticum	|	+	|
P. giganteum	|	+	|
P. triangulum	.	o	.
8	5	8	3

Die Zusammenstellung ergiebt, daß nach den Ergebnissen der „Valdivia" der Indische Ocean die meisten Pyrosomenarten birgt, in ihm sind alle bisher bekannten Formen zu finden. Der Atlantische Ocean steht mit 5 sicheren Arten an zweiter Stelle; es fehlen ihm die von der „Valdivia" im Indischen Ocean neu aufgefundenen Arten *verticillatum, operculatum* und *triangulum.* Aus dem Pacifik sind 3 Arten sicher bekannt. Wenn die von HERDMAN, 1888, S. 34 beschriebene und auf Taf. II, Fig. 8 abgebildete, mit *P. elegans* (?) bezeichnete kleine Kolonie *P. aherniosum* ist, wie SEELIGER und ich vermuten, wären es 4. In allen drei Oceanen kommen demnach sicher *P. Agassizi, P. giganteum* (die zugleich einzige Mittelmeerform), *P. atlanticum* und wahrscheinlich auch *P. aherniosum* vor. *P. spinosum* konnte bisher nur im Atlantik und Indik nachgewiesen werden. *P. verticillatum, operculatum* und *triangulum* erscheinen vorläufig auf den Indischen Ocean beschränkt.

Uebersicht (Verteilung, Einfluss der Temperatur).

Vergl. hierzu die Karte und die Tabelle S. 417.

Im Anschluß an die Mitteilung über die horizontale Verbreitung der einzelnen Arten sei nunmehr versucht, die Verteilung der Pyrosomen in den von der „Valdivia“ durchforschten Meeresteilen zu charakterisieren.

Während des ersten Teiles der Fahrt durch Nordsee und Nordatlantik wurden Pyrosomen nicht erbeutet, obschon an einzelnen, dem Reisewege der „Valdivia“ benachbarten Orten des Nordatlantik (Azoren, Cap Verden) von anderen Expeditionen („Challenger“, „Silver Belle“, [Farran 1909]), oder einzelnen Forschern (Huxley, Albert von Monaco) da und dort Pyrosomenstöcke angetroffen wurden. Erst mit der Annäherung an den Aequator gelangte auf Station 45 der erste Pyrosomenstock, und zwar *P. aherniosum*, aus dem warmen Wasser des Guineastromes bei einer Oberflächentemperatur von 25,1° in das Netz. Bei der Weiterfahrt wurde diese Art als einzige auch aus dem kühleren Wasser (Station 46 und 48, 23,6°) des Südäquatorialstromes und dann wieder aus dem südlichen Teile des Guineastromes (Station 54, 55, 65) gefischt. In denselben tropischen Meeresteilen, nur wenige Längengrade westlicher, war *P. aherniosum* gleichfalls Mitte September 1892 vom „National“ erbeutet worden.

Mit der Annäherung an den kühlen Benguelastrom verschwand *P. aherniosum*, welches bis dahin so geschlossen aufgetreten war, und wurde, aber nur über 2 Stationen (66 und 74), von *P. atlanticum* var. *levatum* abgelöst. Auf Station 74 gelangten bei nur 20,9° Oberflächentemperatur 65 kleine Stöckchen dieser Art ins Vertikalnetz. Wie *P. aherniosum*, so wurde nunmehr auch die Varietät *levatum* von der *giganteum*-Form abgelöst, welche längs des südlichen Teiles der westafrikanischen Küste bis zur Südspitze des Kontinents die einzige Art aus dem relativ kalten Wasser des Benguelastromes — mit 16,1° im Minimum, Station 86 — darstellte. In der wärmeren Agulhasströmung tauchte bei 21° auf Station 102, dem östlichsten Punkte der Route, plötzlich wieder *P. aherniosum* auf, nachdem es im ganzen Benguelastrom (über 33 Breitengrade) gefehlt hatte. Bei dem darauffolgenden Vorstoß nach Süden wurde auf Station 117, 37° 31′ südlicher Breite, als am weitesten südlich vordringende Form *P. giganteum* bei 16,9° Oberflächentemperatur festgestellt. Die Antarktis erwies sich frei von Pyrosomen.

Erst auf Station 182, im Indischen Ocean (nördlich der Cocosinseln), bei 10° 8′ südlicher Breite, also erst wieder in der tropischen Zone, wurde bei der wesentlich höheren Oberflächentemperatur von 27,6° das erste Stöckchen, und zwar von *P. Agassizi*, angetroffen. Diese Species blieb bei der Weiterfahrt an der Westküste Sumatras in dem sehr warmen Wasser des indischen Gegenstromes bei maximal 29,5° Oberflächentemperatur zunächst die einzige Art, bis sich im indischen Gegenstrom, von Station 215 ab, zuerst *P. aherniosum* und von Station 217 ab auch *P. verticillatum* ähnlich ständig und geschlossen zugesellten, wie wir es von *P. aherniosum* und *P. giganteum* schon im Atlantischen Ocean beobachteten. Während aber *P. Agassizi* auf der Weiterfahrt sehr bald von Station 226 ab bis Station 250 im ganzen indischen Gegenstrom nicht mehr beobachtet wurde, war die Fahrt von Ceylon bis zu den Amiranten geradezu charakterisiert durch das über 9 Stationen sich erstreckende kontinuierliche Auftreten von *P. verticillatum*, welches weder vorher beobachtet worden war, noch später wieder angetroffen wurde. Gewissermaßen auf halbem Wege, von Station 217—226, von Ceylon bis westlich Diego Garcia, wurde

diese Art von *P. aherniosum* wiederum geschlossen begleitet. Auch *P. aherniosum* wurde, soweit der Indische Ocean in Betracht kommt, weder vorher noch nachher beobachtet. Vereinzelt gelangte, so auf Station 217 und 218, neben den genannten Arten gleichzeitig auch *P. giganteum* zur Beobachtung, so daß an diesen beiden Orten 4 verschiedene Arten, die größte Zahl während der gesamten Fahrt, angetroffen wurden. Ueberhaupt wäre in diesen warmen tropischen Gewässern des indischen Nordäquatorial- und indischen Gegenstromes der größte Formenreichtum zu verzeichnen.

Auf Station 228, im indischen Gegenstrome, wurde auch zum ersten und einzigen Male *P. operculatum* n. sp. gefischt. Der letzte Teil der westlichen Fahrt (parallel mit dem Aequator), von den Amiranten bis Dar es Salam, war ausgezeichnet durch das zwar spärliche, aber wieder alleinige Auftreten der beiden Varietäten von *P. atlanticum, levatum* und *giganteum.* Endlich zeigt der indische Nordäquatorialstrom längs der ostafrikanischen Küste wiederum ein durchaus charakteristisches Gepräge. Nur 2 Arten, und zwar die beiden nahe verwandten Formen *P. Agassizi* und *spinosum,* beherrschen diese Küstenwässer und treten nebeneinander, aber jedenfalls unter sich kontinuierlich auf: *P. Agassizi* an 6, *P. spinosum* an 3 benachbarten Stationen. Nur auf Station 263 gesellte sich zu *P. Agassizi P. triangulum,* auf Station 265 zu *P. spinosum P. giganteum.*

Die eben geschilderte Verteilung der Arten läßt eins sofort klar erkennen, nämlich den gewaltigen Einfluß, welchen die Temperatur auf die geographische Verbreitung der Pyrosomen ausübt. Wenn auch diese Thatsache schon einwandfrei durch Seeliger (1895) für die Pyrosomen der Plankton-Expedition festgestellt wurde, so sei doch noch auf einzelne besonders lehrreiche Fälle über das Verhältnis von Temperatur und horizontaler Verbreitung aus dem „Valdivia"-Material hingewiesen.

Die Pyrosomen gehören zweifellos zu den Warmwasser-Planktonten, und ich glaube, so augenscheinlich ist diese Thatsache noch nicht illustriert worden, wie durch die Forschungsergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition. Schon ein Blick auf die Karte zeigt, daß der Artenreichtum in einer schmalen tropischen Warmwasserzone, wenige Grade nördlich und südlich vom Aequator, am größten ist. Sämtliche von der „Valdivia" im Indischen Ocean erbeuteten Pyrosomen bewohnten die tropische Warmwasserzone zwischen 10^0 8′ südlicher (Station 182) und 7^0 1′ nördlicher Breite (Station 215). Die höchste Oberflächentemperatur betrug in diesem Gebiete $29{,}5^0$ (auf Station 196), die tiefste $26{,}1^0$ (auf Station 252). Für das tropische Gebiet des Atlantik liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Das erste Pyrosomenstöckchen wurde auf 2^0 56′ nördlicher Breite bei $25{,}1^0$ Oberflächentemperatur erbeutet, die Südgrenze der tropischen Zone würde hier auf Station 74 mit 11^0 28′ südlicher Breite erreicht sein. Die übrigen Funde aus dem Atlantik liegen in der subtropischen Zone zwischen dem 26^0 und 34^0 südlicher Breite. Das führt auf einen neuen Gesichtspunkt.

Höchst eigentümlich muß auf den ersten Blick das von der „Valdivia" konstatierte geschlossene, gruppenweise Auftreten einer Art, die Konzentration auf einen relativ eng begrenzten Meeresteil, erscheinen, nirgends sporadisches Durcheinander. So bewohnte *P. aherniosum* im Atlantik als einzige Art nur den warmen Südäquatorialstrom und Guineastrom. In dem noch wesentlich kühleren Benguelastrom wurde nur *P. giganteum* angetroffen; zwischen

Guinea- und Benguelastrom, im indifferenten kühlen Wasser, lebte nur die Varietät *levatum*. Im Indik treffen wir *P. Agassizi* kontinuierlich im Osten bis Diego Garcia und dann erst wieder westlich unter der ostafrikanischen Küste geschlossen an. *P. spinosum* wurde nur hier angetroffen. *P. aherniosum* zeigte sich nur von östlich Ceylon bis westlich Diego Garcia, *P. verticillatum* von Ceylon bis zu den Amiranten; nur die beiden Formen von *atlanticum* erschienen verstreuter. Allein das plötzlich isolierte Auftreten von *P. aherniosum* auf Station 102, an der Ostecke der Südspitze von Afrika, scheint einen Ausnahmefall darzustellen, ist aber in Wirklichkeit ein besonders typischer Fall, der gleich besprochen werden soll.

Es steht, wie daraus hervorgeht, außer Zweifel, daß unter den Pyrosomen nicht alle Arten gleichmäßig wärmeliebend sind, wie das von anderen Planktonformen auch bekannt geworden ist. Gewisse Arten sind ausgesprochene Warmwasserformen, andere können sich dem kühlen Wasser offenbar besser anpassen.

Zu den letzteren dürfte vor allem *P. giganteum* zu zählen sein. Es wurde im Atlantik von der „Valdivia" nur im Kaltwasser des Benguelastromes bis zu einer niedrigsten Oberflächentemperatur von 16,1° (Station 86) gefunden. Eine andere Art wurde hier nicht erbeutet. Es fehlte aber sowohl bei der Hin- als auch bei der Rückfahrt um die Südspitze von Afrika im Flachwasser der Agulhasbank. Sucht man nach Gründen, so dürfte die noch niedrigere Durchschnittstemperatur mit minimal 14,3° Oberflächentemperatur verantwortlich zu machen sein. Auch die nahe verwandte *levatum*-Form von *P. atlanticum* zählt zu den Formen, welche in kälteres Wasser vorzudringen vermögen; denn auf Station 74 mit 20,9° Oberflächentemperatur brachte das Vertikalnetz aus 3000 m Tiefe 65 Stöckchen offenbar aus einer Ansammlung herauf. Die Thatsache, daß beide Formen, *P. giganteum* und *levatum*, im tropischen Indik verstreut bei wesentlich höherer Temperatur angetroffen wurden (maximal 27,9° Station 239), beweist weiter, daß wir beide immerhin nicht als ausgesprochene Kaltwasserformen ansprechen, ihnen vielmehr nur eine weitgehende Temperaturanpassungsfähigkeit zuschreiben dürfen.

Alle übrigen Arten dürften specifische Warmwasserformen sein. Dazu als Beispiel nur *P. aherniosum*. Es trat im Atlantik auf Station 45, 2° 56′ nördlicher Breite bei 25,1° Oberflächentemperatur erstmalig auf und verschwand im Atlantik mit der Annäherung an den kühlen Benguelastrom bei einer Oberflächentemperatur von 24,7° auf Station 65. Als aber nach der Durchfahrt durch das noch kühlere Flachwasser der Agulhasbank die „Valdivia" auf Station 102 ganz unvermittelt in das heftig nach WSW. strömende Warmwasser des Indischen Oceans gelangte — der Temperatursprung von Station 101 (16,9°) auf 102 (21,0°) beträgt 4 volle Grade — da tauchte auch ebenso plötzlich wieder *P. aherniosum* auf, nachdem es im ganzen Benguelastrom und in dem noch kühleren Flachwasser der Agulhasbank, über 33 Breitengrade, gefehlt hatte.

Das geschlossene lokale Auftreten einzelner Arten *(P. aherniosum, verticillatum)* im Indischen Ocean läßt sich durch verschiedene Wassertemperaturen nicht erklären; denn die Oberflächentemperatur war auf der ganzen Fahrt, während welcher im Indischen Ocean Pyrosomen gefangen wurden, annähernd dieselbe, im Mittel etwa 27,5°. Wir werden, falls diese Verteilung nicht gar zufällig sein sollte, was allerdings nicht recht wahrscheinlich erscheint, an Strömungen, vielleicht auch an Küstennähe zu denken haben. In der letzteren Hinsicht sei auf die Verbreitung von *P. Agassizi* und *spinosum* hingewiesen.

Die dichteste Konzentration von *P. Agassizi* beobachtete man unter der ostafrikanischen Küste. Unter den 10 ostafrikanischen Stationen, auf denen Pyrosomen gefangen wurden, sind 6 mit *P. Agassizi* und 3 mit *spinosum*. An der Westküste Sumatras wurde überhaupt nur 3mal *P. Agassizi* gefischt. Außerdem fand man *P. spinosum* nicht mehr, *P. Agassizi* noch 5mal, aber immer nicht allzu entfernt von Inseln (vergl. die Karte).

Stromgebiet	Station	Position Breite	Position Länge	Oberflächentemperatur ° C	Uhr	Tiefe in Metern	*P. Agassizi*	*P. spinosum*	*P. verticillatum*	*P. operculatum*	*P. atlanticum*	*P. abernosum*	*P. giganteum*	*P. triangulum*	Anzahl der Stöcke
Guineastrom	45	2° 56′ N.	11° 40′ W.	25,1	5 a.	Tr. 4990	.	.	.	.	.	+	.	.	1
Südäquatorialstrom	46	1° 27′ N.	10° 16′ W.	23,6	7 a.	V. 3000	.	.	.	.	.	+	.	.	1
	48	0° 9′ S.	8° 29′ W.	23,6	12 a.	quant. 0—70	.	.	.	.	.	+?	.	.	2
Guineastrom	54	1° 51′ N.	0° 31′ O.	25,0	6 a.	V. 2060?	.	.	.	.	.	+	.	.	4
	55	2° 36′ N.	3° 27′ O.	24,7	6 a.	V. 600	.	.	.	.	.	+	.	.	1
Indifferentes Wasser	65a	1° 56′ S.	7° 40′ O.	24,7	8 a.	V. 2200	.	.	.	.	.	+	.	.	2
	66a	3° 55′ S.	7° 48′ O.	24,3	8 a.	V. 700	.	.	.	.	+	.	.	.	3
Benguelastrom	74	11° 28′ S.	10° 24′ O.	20,9	6 a.?	V. 3000	.	.	.	.	+	.	.	.	65
	85b	26° 49′ S.	5° 54′ O.	16,6	6 a.	V. 700	.	.	.	.	.	.	+	.	2
	85c	.	.	.	10 a.	V. 1000	.	.	.	.	.	.	+	.	1
	85d	.	.	.	.	V. 4000	.	.	.	.	.	.	+	.	4
	86	28° 28′ S.	6° 13′ O.	16,1	6 a.	V. 2000	.	.	.	.	.	.	+	.	1
	88	31° 0′ S.	8° 0′ O.	16,2	6 a.	V. 2000	.	.	.	.	.	.	+	.	4
	89	31° 21′ S.	9° 45′ O.	16,3	5 a.	V. 3000	.	.	.	.	.	.	+	.	12
	90	33° 20′ S.	15° 58′ O.	16,5	6 a.	V. 1000	.	.	.	.	.	.	+	.	1
Im Agulhasstrom	102	34° 31′ S.	26° 0′ O.	21,0	6 a.	V. 1800	.	.	.	.	.	+	.	.	2
	117	37° 31′ S.	17° 1′ O.	16,9	5 a.	V. 2000	.	.	.	.	.	.	+	.	1
Indischer Südäquatorialstrom	175	26° 3′ S.	93° 43′ O.	23,0	5 a.	V. 2200	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	182	10° 8′ S.	97° 14′ O.	27,6	6 a.	V. 2400	+(1)	.	.	.	.	.	.	.	4
Indischer Gegenstrom	194	0° 15′ N.	98° 8′ O.	28,3	9 a.	Tr. 614	+	.	.	.	.	.	.	.	1
	196	0° 27′ N.	98° 7′ O.	29,5	4 p.	Tr. 646	+	.	.	.	.	.	.	.	1
	203	1° 47′ N.	96° 58′ O.	27,7	8 a.	Tr. 660	+	.	.	.	.	.	.	.	6
Indischer Nordäquatorialstrom	215	7° 1′ N.	85° 56′ O.	26,4	6 a.	V. 2500	+(1)	.	.	.	.	+(2)	.	.	3
	217	4° 56′ N.	78° 15′ O.	27,0	6 a.	V. 2000	+(3)	.	+(13)	.	.	+(5)	+(9)	.	30
	218	2° 29′ N.	76° 47′ O.	27,2	3 p.	V. 2500	+(1)	.	+(16)	.	.	+(3)	+(1)	.	21
Indischer Gegenstrom	221	4° 5′ S.	73° 24′ O.	27,0	6 a.	V. 2000	.	.	+(5)	.	.	+(6)	.	.	11
	223	6° 19′ S.	73° 18′ O.	27,3	6 a.	V. 1900	.	.	+	.	+	.	.	.	65
	226	4° 5′ S.	70° 1′ O.	27,3	5 a.	V. 2000	+	.	+	.	.	+?	.	.	3
	228	2° 38′ S.	65° 59′ O.	27,7	5 a.	V. 2500	.	.	+	+	.	.	.	.	2
	232	3° 26′ S.	58° 34′ O.	27,1	10 a.	V. 1500	.	.	+	.	.	.	.	.	2
Korallenriffe in Port Victoria	233	.	.	27,5—28,5	.	V. 1900	.	.	+	.	+?	.	.	.	10
auf Mahé (Seychellen)	235	4° 34′ S.	53° 42′ O.	27,1	8 a.	V. 2000	.	.	+	.	+	.	.	.	2
	237	4° 45′ S.	48° 58′ O.	27,7	5 a.	V. 2000	.	.	.	.	.	.	+	.	1
Ausläuf. d. Südäquatorialströmg.	239	5° 42′ S.	43° 36′ O.	27,9	5 a.	V. 2500	.	.	.	.	+	.	+	.	2
Indischer Nordäquatorialstrom	250	1° 47′ S.	41° 47′ O.	27,1	5 a.	Tr. 1668	+	.	.	.	.	.	.	.	1
	251	1° 40′ S.	41° 47′ O.	27,1	11 a.	Tr. 693	+	.	.	.	.	.	.	.	2
	252	0° 24′ S.	42° 49′ O.	26,1	5 a.	Tr. 1019	+	.	.	.	.	.	.	.	2
	254	0° 29′ S.	42° 47′ O.	26,7	1 p.	Tr. 977	.	.	.	.	+	.	+	.	2
	255	0° 25′ N.	43° 37′ O.	26,2	5 a.	V. 1000	+	.	.	.	.	.	+	.	2
	256	1° 49′ N.	45° 29′ O.	26,8	5 a.	Tr. 1134	.	+	.	.	.	.	.	.	1
	257	1° 48′ N.	45° 42′ O.	27,3	11 a.	Tr. 1644	.	+	.	.	.	.	.	.	1*)
	261	4° 36′ N.	48° 37′ O.	27,3	8 a.	Tr. 1213	+	.	.	.	.	.	.	.	3
	263	4° 41′ N.	48° 38′ O.	27,9	4 p.	Tr. 823	+	.	.	.	.	.	.	+	1
	265	6° 24′ N.	49° 31′ O.	27,7	9 a.	Tr. 628	.	+	.	.	.	.	+	.	2
Insgesamt	41	.	.	.	.	.	14	3	9	1	7	12	15	1	286
Im Atlantischen Ocean	15	.	.	.	.	.	—	—	—	—	2	7	8	—	107
Im Indischen Ocean	26	.	.	.	.	.	14	3	9	1	5	5	7	1	179

*) Ein gewaltiger Haufen großer Bruchstücke.

Die Vermutung, es handle sich bei *P. Agassizi* und *spinosum* vielleicht um Küstenformen, wird durch die Fundstellen dieser Arten von anderen Expeditionen gestützt. Der „Challenger" fand seine beiden Kolonien in der Nähe der Azoren, wo es auch Wolfenden (Farran 1909) fischte, und westlich Tristan da Cunha; die kleine zweifelhafte Kolonie Farrans (1906, siehe oben) wurde an der Westküste Irlands gefangen; der „Albatross" fischte *P. Agassizi* bei den Marquesasinseln und dann wieder bei Hawaii; endlich Bonnier und Perez beobachteten die Riesenschwärme der gewaltigen Kolonie ihres *P. indicum* = *P. spinosum* Herdman nahe an der Südküste Arabiens. Die 7 *P. Agassizi*-Fundstellen von den Reisen des Fürsten von Monaco, welche von Krüger (1912) auf der Karte eingetragen sind, liegen bis auf eine (zwischen dem Festlande von Spanien und den Azoren) gleichfalls in der Nähe von Festlandsküsten oder Inseln (Azoren, Madeira).

Die vorstehende Tabelle S. 417 enthält ein Verzeichnis derjenigen Stationen, auf welchen Pyrosomen gefischt wurden.

Wie die Zusammenfassung ergiebt, sind es 41 von 274 Stationen oder rund 15 Prozent. Die Pyrosomen waren enthalten in einem Planktonnetzfang, 28 Vertikal- und 13 Trawlfängen. Die Häufigkeit des Auftretens der einzelnen Arten in den Fängen, desgleichen die dabei beobachtete Individuenzahl läßt sich gleichfalls der Schlußsummierung entnehmen.

2. Die vertikale Verbreitung der Pyrosomen.

Die vertikale Verbreitung der Pyrosomen ist von der Plankton-Expedition durch viele sorgfältig ausgeführte Schließnetzfänge zuerst festgestellt worden. Das Ergebnis lautet (Seeliger 1895, S. 75), „daß in den großen oceanischen Tiefen die Pyrosomen fehlen", daß vielmehr ihr Hauptverbreitungsbezirk die Tiefen von der Oberfläche bis etwa 200 m sind.

Die von der Deutschen Tiefsee-Expedition unternommenen Vertikalnetzzüge, in denen sich Pyrosomen vorfanden, erstrecken sich auf die Tiefen von 600—4000 m; die meisten wurden bis zu 2000 und 2500 m Tiefe ausgeführt. Nur in einem Falle, auf Station 85, handelt es sich um Stufenfänge in 500, 700, 1000 und 4000 m Tiefe. Es enthielten die letzten 3 Züge Pyrosomen *(P. giganteum)*, und zwar der aus 700 m Tiefe eine 1,5 cm und eine 5 cm lange Kolonie, der aus 1000 m stammende ein $2^1/_2$ cm langes Stöckchen und der in 4000 m Tiefe geführte 4 Kolonien von $2^1/_2$, 3, $3^1/_2$ cm Länge und die größte überhaupt von der „Valdivia" erbeutete Kolonie von 26 cm Länge. Die 13 Trawlzüge, in welchen Pyrosomen enthalten waren, reichen von 614 (Station 194) bis 4990 m (Station 45).

Die zahlreichen Schließnetzfänge der Deutschen Tiefsee-Expedition enthielten keine Pyrosomen. Da bei weitem die größte Anzahl der Schließnetzzüge in größeren Tiefen unternommen wurde, so dürfte das Fehlen von Pyrosomen als Bestätigung der von der Plankton-Expedition über die vertikale Verbreitung gewonnenen Ergebnisse zu betrachten sein.

Litteraturverzeichnis.

1. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II, 1881.
2. Bennett, On the light emitted by a species of *Pyrosoma*. Proceedings of the Zool. Soc. of London, Part I, 1833, p. 79.
   — Paper upon marine Noctilucae. Ibid., Part V, 1837, p. 51. Ein Auszug erschien in: Isis von Oken, 1841, S. 918.
3. Bonnevie, K., On gemmation in *Distaplia magnilarva* and *Pyrosoma elegans*. The Norwegian North-Atlantic Expedition 1876—1878, 1896.
4. Bonnier et Perez, Sur un nouveau Pyrosome gigantesque. Compt. rend. Paris, T. CXXXIV, 1902, p. 1238—1240.
5. Bory de St. Vincent, Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique fait pendant les annés 1801 et 1802, Paris 1804, T. I, p. 107, Atlas Fig. 2, Taf. VI.
6. Bronn, H. G., Die Klassen und Ordnungen der Weichtiere (Malacozoa). Bd. III, I, Leipzig u. Heidelberg, 1862.
7. Brooks, W. K., The genus *Salpa*. Memoirs from the Biol. Laborat. of the Johns Hopkins Univ., Vol. II, 1893.
   — *Dipleurosoma*, a new genus of *Pyrosoma*. Johns Hopkins Univ. Circulars, 1906, p. 98/99.
   — *Dipleurosoma*. Mem. nat. Acad. Sciences, Vol. X, p. 149—156, Washington 1906 (war nicht zu erlangen).
8. Bruchlos, H. F., Beiträge zur Stoloentwickelung der Salpen. Dissertation, Leipzig 1910.
9. Chun, Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Biblioth. zool., 1888, Heft 1.
10. Claus, Grundzüge der Zoologie. 4. Aufl., Bd. II, 1882.
11. Damas, Contribution à l'étude des Tuniciers. Arch. Biol., T. XX, 1904, p. 745—833.
12. Farran, G. P., On the distribution of the *Thaliacea* and *Pyrosoma* in Irish waters. Fish. Ireland, Sci. Invest., 1906, No. 1, p. 15/16.
   — *Pyrosoma spinosum*. Memoirs of the Challenger Society, No. 1, London, 1909, p. 221—224, Pl. VI u. VII.
13. Garstang, W., Outlines of a new classification of the Tunicata. Rep. Brit. Ass., 65. Meet., London 1895.
14. Gegenbaur, Grundriß der vergleichenden Anatomie. 1878.
15. Grobben, C., *Doliolum* und sein Generationswechsel. Arbeiten a. d. Zool. Institut d. Univ. Wien, Bd. IV, 1882, Heft 2.
16. Herdman, Report upon the Tunicata collected during the voyage of Challenger during the years 1873—1876. Part III. In: The voyage of Challenger, Vol. XXVII, 1888.
   — A revised classification of the Tunicata. Journ. Linn. Soc. London, Zoolog., Vol. XXIII, No. 148, 1891, p. 558—652.
17. Huxley, Observations upon the anatomy and physiology of *Salpa* and *Pyrosoma*. Philosph. Transact., 1851, p. 580.
   — On the anatomy and development of *Pyrosoma*. Transact. Linn. Soc., Vol. XXIII, 1860, p. 193.
18. Ihle, J. E. W., Die Thaliaceen (einschließlich Pyrosomen) der Siboga-Expedition. Siboga-Expedition, Bd. LVI d, S. 11—13, 1910.
19. Jaekel, O., Die Wirbeltiere, Berlin 1911, S. 22.
20. Joliet, Remarques sur l'anatomie du Pyrosome. Compt. rend., T. XCII, 1881.
   — Études anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum*, Paris 1888.
21. Johnson, M. E., A quantitative study of the development of the *Salpa chain* in *S. fusiformis*. Univ. Calif. Publ. Zool., Vol. VI, 1910, No. 7.

22. Julin, Ch., Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904, S. 544—611.
— Les embryons de *Pyrosoma* sont phosphorescents. Compt. rend. Soc. Biol., T. LXVI, 1909, p. 80—82.
— Recherches sur le développement embryonnaire de *Pyrosoma giganteum*. Zool. Jahrb., Suppl. XV, Bd. II, 1912, S. 775—863, Taf. XXXVII—XLI.
23. Keferstein und Ehlers, Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859—1860 in Neapel und Messina. IV. Bemerkungen über die Anatomie von *Pyrosoma*, 1861, S. 72.
24. Korotneff, A., Knospung des Keimstockes bei den Salpen. Mitteil. d. Zool. Station Neapel, Bd. XI, 1894.
— Zur Embryologie von *Pyrosoma*. Ebenda, 17. Bd., 1905, Heft 3, S. 295—311, Taf. XVII—XIX.
25. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte. Spezieller Teil, Heft 3, 1893.
26. Kowalevsky, Ueber die Entwickelungsgeschichte der *Pyrosoma*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XI, 1875.
27. Krüger, P., Ueber einige Appendicularien und Pyrosomen des Mittelmeeres (Monaco). Bull. de l'Inst. Océanographique, No. 223, 1912, p. 1—6.
— Pyrosomes et Appendiculaires povenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice 1885—1910. Résultats campagnes scientifiques Albert I., T. XXXIX, 1912.
28. Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France, Toulouse 1890.
29. Lesueur, Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux mollusques et radiaires recueillis dans la Méditerranée près de Nice. Nouv. Bull. d. Sciences d. l. Société Philom., T. III, p. 281, Fig. 2, Taf. V. Paris, Julin, 1813.
— Mémoire sur l'organisation des Pyrosomes et sur la place qu'ils semblent devoir occuper dans une classification naturelle. Ibid., Paris 1815, p. 70, Fig. 1—15, Taf. I.
30. Meyen, Ueber das Leuchten des Meeres. Acta Acad. Leopoldino-Carolinae, Vol. XVI, Suppl., 1834.
— Reise um die Erde. III. Zoolog. Bericht, S. 274 fg. Auszug in: Arch. f. Naturgesch., Bd. I, 1835, S. 310.
31. Milne-Edwards, La circulation du sang chez les Pyrosomes. Compt. rend., T. X, 1840, p. 284; Annal. d. Scienc. natur., 2. Sér., T. XII (Zool.), 1839, p. 375.
32. Moseley, Notes by a naturalist on the Challenger, London 1879, p. 574.
33. Neumann, *Doliolum*. Wissenschaftl. Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. XII, Lfg. 2.
— Mitteilung über eine neue Pyrosomenart der Deutschen Tiefsee-Expedition *(Pyrosoma operculatum)*. Zoolog. Anz., Bd. XXXIII, 1908, No. 21, S. 709—711.
— Mitteilung über eine neue Pyrosomenart der Deutschen Tiefsee-Expedition *(P. triangulum)*. Mitteilung über eine neue Pyrosomen- und *Doliolum*-Art der Deutschen Südpolar-Expedition. Ebenda, Bd. XXXIII, 1909, No. 24/25, S. 792—797.
— Mitteilung über eine neue Pyrosomenart der Deutschen Tiefsee-Expedition *(P. verticillatum)* nebst Bemerkungen über die Stockbildung und das Wandern der Knospen bei Pyrosomen. Ebenda, Bd. XXXIV, 1909, No. 20/21, S. 654—671.
— Ueber Bau und Entwickelung des Stolo prolifer der Pyrosomen. Ebenda, Bd. XXXXI, 1912, No. 1, S. 13—21.
— Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, III, Suppl. II, 1909—1911, Lfg. 1—9.
34. Panceri, Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi. Rendiconto dell'Accad. delle Scienze fis. e mat., Anno XI, p. 43—49, Napoli 1872.
— Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi e delle foladi. Atti dell'Accad. delle Scienze fis. e matem., Vol. V, 1873.
35. Pavesi, Intorno alla circolazione del sangue nel *Pyrosoma*, studiata specialmente negli embrioni. Rendiconto dell'Accad. delle Scienze fis. e. matem., Anno XI, p. 25—33, Napoli 1872.
36. Péron, Mémoire sur le nouveau genre *Pyrosoma*. Annales du Muséum nat. d'Hist. natur., T. IV, 1804, p. 437.
— Voyage de découvertes aux terres Australes, pendant les années 1800—1804; Paris 1807—1810, T. I, Atlas, Fig. 1, 4, Taf. XXX; Fig. 3, Taf. XXXI.
37. Perrier, Les explorations sous-marins, Paris 1886, p. 229.
38. Quoy et Gaimard, in: Freycinet, Voyage autour du monde, fait par ordre du roi sur les corvettes l'Uranie et la Physicienne, pendant les années 1817—1820. Zoologie, Paris 1824, p. 514, Fig. 1, Taf. LXXV.
39. Ritter, W. E., The pelagic Tunicata of the San Diego region, excepting the Larvacea. Univ. of California Publ., Zoology, Vol. II, 1905.
40. Ritter and Byxbee, The pelagic Tunicata. Mem. of the Mus. of comparat. Zoology, Harvard College, Vol. XXVI, No. 5, p. 201—205, Taf. I und II, Cambridge 1905.

41. Ritter and Johnson, The growth and differentiation of the chain of *Cyclosalpa* affinis. Journ. of Morphol., Vol. XXII, 1911, No. 2.
42. Salensky, Beiträge zur Embryonalentwickelung der Pyrosomen. Zool. Jahrb., Bd. IV, S. 424—477, Bd. V, S. 1—98, 1892.
43. Savigny, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. II. Part., 1. Fasc., Paris 1816. II. Mém. Observations sur les Alcyons à deux oscules apparens, sur les Botrylles et sur les Pyrosomes. Lues le 1er mai 1815.
44. Schmidtlein, Vergleichende Uebersicht über das Erscheinen größerer pelagischer Tiere während der Jahre 1875—1877. Mitteil. d. Zoolog. Station Neapel, Bd. I, 1879.
— Vergleichende Uebersicht über das Erscheinen größerer pelagischer Tiere und Bemerkungen über Fortpflanzungsverhältnisse einiger Seetiere im Aquarium. Ibid., Bd. II, 1880, S. 164.
45. Seeliger, Die Entwickelungsgeschichte der sozialen Ascidien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVIII, 1885.
— Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXII, 1888.
— Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen. Ibid., Bd. XXIII, 1889.
— Bemerkungen zu Herrn Prof. Salensky's „Beiträge zur Embryonalentwickelung der Pyrosomen". Zoolog. Anz., No. 385, 1892, S. 1—7.
— Ueber die erste Bildung des Zwitterapparates in den jungen Pyrosomenstöcken. Festschr. f. R. Leuckart, 1892.
— Die Pyrosomen der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Plankton-Expedition, Bd. II, E. b., 1895.
— Referat. Zoolog. Zentralblatt, Bd. IV, 1906, S. 259ff.
— Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreiches. III. Suppl.
46. Sigl, M. A., Die Thaliaceen und Pyrosomen des Mittelmeeres und der Adria. Gesammelt während der fünf Expeditionen S. M. Schiff „Pola" 1890—1894. Denkschr. d. mathem.-naturw. Klasse der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Bd. LXXXVIII, 1912.
47. Stationen der Deutschen Tiefsee-Expedition, 1898—99, Leipzig 1899.
48. Uljanin, B., Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr. X, 1884.
49. Ussoff, Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Tunicaten. Mém. Soc. imp. des Natur. de Moscou, T. XVIII, 1876. (Russisch.)
50. Vogt, Ocean und Mittelmeer, Bd. II, 1848, S. 59—66.
— Zoologische Briefe. Naturgeschichte der lebenden und untergegangenen Tiere, Bd. 1, 1851, S. 267.
— Recherches sur les animaux inférieurs de la Mediterranée. II. Mém. Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice. Mém. de l'Inst. Genevois, T. II, 1854.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 293
Material und Methode 294
I. Entwickelungsgeschichtlicher Teil 295
1. Die Bildung des Pyrosomenstockes 295
a) Die gesetzmäßige Anordnung der Ascidiozooide im Pyrosomenstock 295
b) Die Entstehung der gesetzmäßigen Anordnung der Ascidiozooide im Pyrosomenstock . 296
c) Das Wandern der Knospen 305
2. Das Reifen der Geschlechtsdrüsen und die Beziehungen zwischen geschlechtlicher Vermehrung und Knospung 308
a) Hoden und Eireife 308
b) Knospungsreife und Geschlechtsreife 313
c) Vermehrung und Stockgröße 317
d) Geschlechtsreife und Alter des Einzeltieres 318
e) Knospungsreife und Alter des knospenden Tieres 319
f) Allgemeines über den Generationswechsel der Pyrosomen 320
3. Zur Knospung der Pyrosomen 323
a) Bau und Entwickelung des Stolo prolifer in den Pyrosomenknospen 323
Stolobildung bei *P. Agassizi* 325
Stolobildung bei *P. giganteum* 332
4. Zur Embryonalentwickelung 340
a) Die Entstehung des Stolo prolifer in den 4 Primärascidiozooiden 340
b) Das Pericardialrohr der Ascidiozooidenkette 351
c) Zur Entstehung des Nervensystems in den Primärascidiozooiden 353
d) Zur Cloacalöffnung des Cyathozooids 355
5. Zur Entstehung des Verdauungstraktus in den Ascidiozooiden 356
II. Systematischer Teil 360
Einleitung 360
Uebersicht über die Pyrosomenarten 361
1. Pyrosomata fixata 365
a) *P. Agassizi* 366
b) *P. spinosum* 380
2. Pyrosomata ambulata 390
a) *P. verticillatum* 390
b) *P. operculatum* 394
c) *P. aherniosum* 396
d) *P. atlanticum* var. *giganteum* und var. *levatum* 397
e) *P. triangulum* 406
f) Anhang: Die kleinsten, ein- und zweireihigen Kolonien 407
g) Bestimmungstabelle 410
III. Faunistischer Teil 411
1. Die horizontale Verbreitung der Pyrosomen 411
2. Die vertikale Verbreitung der Pyrosomen 418
Litteraturverzeichnis 419

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 4181

Tafel XXXIII.

(Tafel I.)

Tafelerklärung.

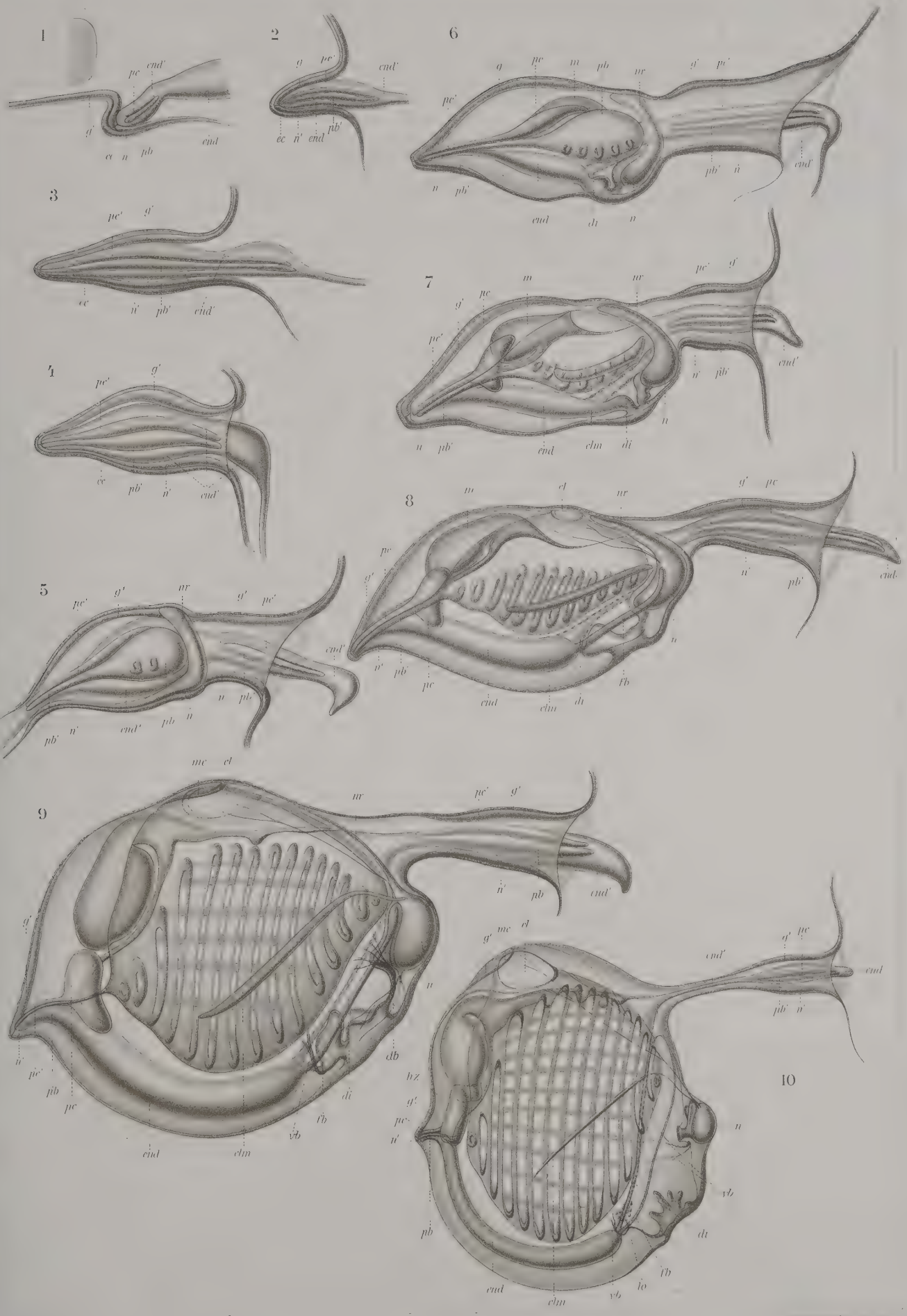
a After.
blo blutbildendes Organ.
bz Blutzellen.
c Cellulosemantel.
cl Cloake.
cle cloacale Einsenkung zwischen den Peribranchialöffnungen des Cyathozooids.
clm Cloakenmuskel.
clö Cloaken- oder Egestionsöffnung.
d Dotter.
db Dorsalmuskelbündel.
di Diapharyngealband.
dt Darmtraktus.
dz dorsaler zipfelförmiger Anhang der Cloake.
eb Eläoblast.
ec Ektoderm.
ed Enddarm.
ed' Enddarmanlage.
end Endostyl.
end' Endostylfortsatz, Entodermrohr des Stolos bezw. der Knospen.
endd' Anlage des Darmtraktus, SALENSKY's Darmschleifen.
en Entoderm.
f Follikel des Eies und Embryos.
fb Flimmerbogen.
fk medianer Flimmerstreifen oder Flimmerkamm an der hinteren Kiemendarmwand.
fl Längsflimmerbänder an den Seiten des Endostyls.
g' Geschlechtsstrang des Stolos bezw. der Knospe.
h Hoden.
hz Herz.
i Ingestionsöffnung.
it Intestinum.
kd Kiemendarm.
kr Mundkrause, halskrausenförmige Verdickung des Schlundepithels am Mundeingang.
ks Kiemenspalten.
l primäre Leibeshöhle.
lh Leibeshöhle.
lo Leuchtorgane.
m Magen.
m' Magenanlage.
md Mitteldarm.
me Muskel (Sphincter) der Egestionsöffnung.
mi Sphincter der Ingestions- oder Mundöffnung.
mes Mesodermzellen.
mf Mantelfaserzüge zwischen den Enden der Cloakenmuskeln.
mg Mantelgefäße.
ms Muskelfibrillen.
ms' Muskelzellstrang (= BROOKS' „muscular tubes" im Salpenstolo).
mt Mundtentakeln (bei *P. Agassizi* und *spinosum*).
mz Muskelzellen.
n Ganglion.
n' Nervenstrang des Stolos, Nervenfortsatz der Knospe.
n_1—n_8 die 8 dem Ganglion entspringenden Nervenpaare.
np Neuroporus.
nr primäres Nervenrohr, Seitennerven SALENSKY's.
o Ei.
oe Oesophagus.
ov Ovidukt.
pb Peribranchialräume.
pb' Peribranchialstrang, Peribranchialröhren des Stolos bezw. Peribranchialfortsatz der Knospe.
pbö Peribranchialöffnungen des Cyathozooids.
pc Pericardium.
pc' Pericardialstrang des Stolos, bezw. Pericardialfortsatz der Knospe.
ph Porocyten.
pmz Pigmentzellen.
rdm, $r_1 m$ Radiärmuskelfasern am circumoralen Schlundepithel.
rm Ringmuskelzüge um den Schlund.
rz Rückenzapfen.
sd Subneuraldrüse, sogenannte Hypophysisdrüse.
sl Samenleiter.
st Stolo.
sth Stockhöhle — gemeinsame Cloacalhöhle.
vb Ventralmuskelbündel.
vt Ventraltentakel der Mundöffnung.

Bei Schnitten ist das Ektoderm mit blauem, das Entoderm mit braunem, das Mesoderm mit gelbrotem Ton angegeben.

Tafel XXXIII.

(Tafel I.)

Fig. 1—10. Aufeinander folgende Knospenstadien am Stolo prolifer von *P. Agassizi*.
Fig. 1—9 1:100, Fig. 10 1:45.



Taf. I.
Pyrosoma Agassizi.

Tafel XXXIV.

(Tafel II.)

Tafel XXXIV.

(Tafel II.)

P. Agassizi.

Fig. 1 u. 2. Querschnitte durch den Taf. XXXIII, Fig. 1 dargestellten Stolo prolifer.

„ 3. Querschnitt durch den Taf. XXXIII, Fig. 2 „ „ „

„ 4. Querschnitt durch den Taf. XXXIII, Fig. 3 „ „ „

„ 5—9. Querschnittserie durch ein Knospenstadium, welches zwischen den Taf. XXXIII, Fig. 4 u. 5 dargestellten Stadien liegt.

„ 10 u. 11. Querschnitte durch ein Knospenstadium, welches etwa dem Taf. XXXIII, Fig. 5 dargestellten entspricht.

„ 12 u. 13. Querschnitte durch ein Knospenstadium, welches zwischen den Taf. XXXIII, Fig. 5 u. 6 gezeichneten Stadien liegt.

„ 14 u. 15. Querschnitte durch das Taf. XXXIII, Fig. 6 dargestellte Knospenstadium.

„ 16 u. 17. Querschnitte durch das Taf. XXXIII, Fig. 7 dargestellte Knospenstadium.

Alle Figuren 1:300. Die Schnitte sind stets distal-proximal angeordnet.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Taf. II.
Pyrosoma Agassizi.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XXXV.

(Tafel III.)

Tafel XXXV.

(Tafel III.)

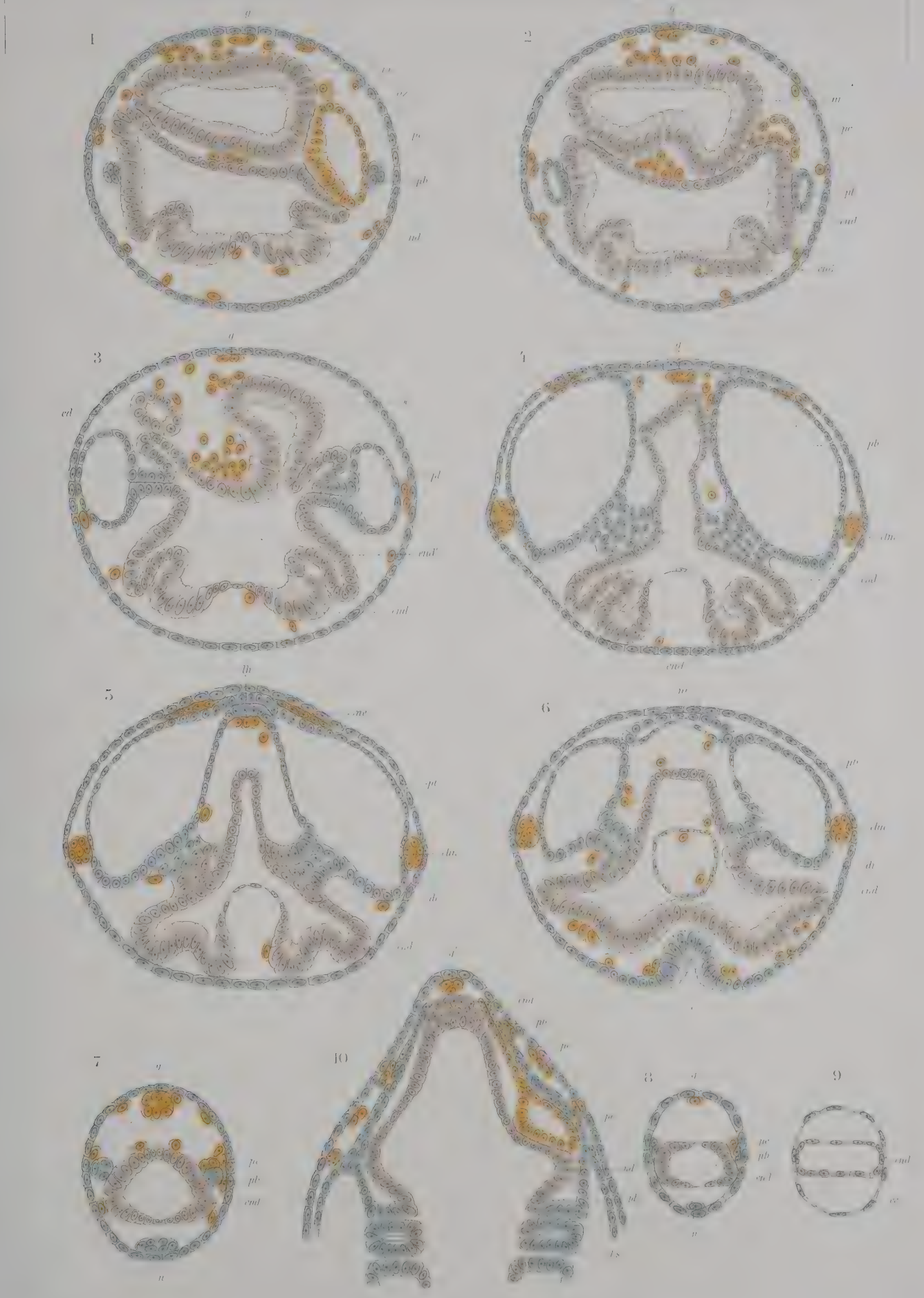
P. Agassizi.

Fig. 1—6. Querschnittserie durch das Taf. XXXIII, Fig. 7 dargestellte Knospenstadium.

„ 7—9. Querschnitte durch den „Stiel“ (die proximale, jüngere Knospe) des Taf. XXXIII, Fig. 8 gezeichneten Knospenstadiums.

„ 10. Frontaler Längsschnitt durch das Taf. XXXIII, Fig. 7 dargestellte Knospenstadium.

Alle Figuren 1:300.



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Taf. III.
Pyrosoma Agassizi.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XXXVI.

(Tafel IV.)

Tafel XXXVI.

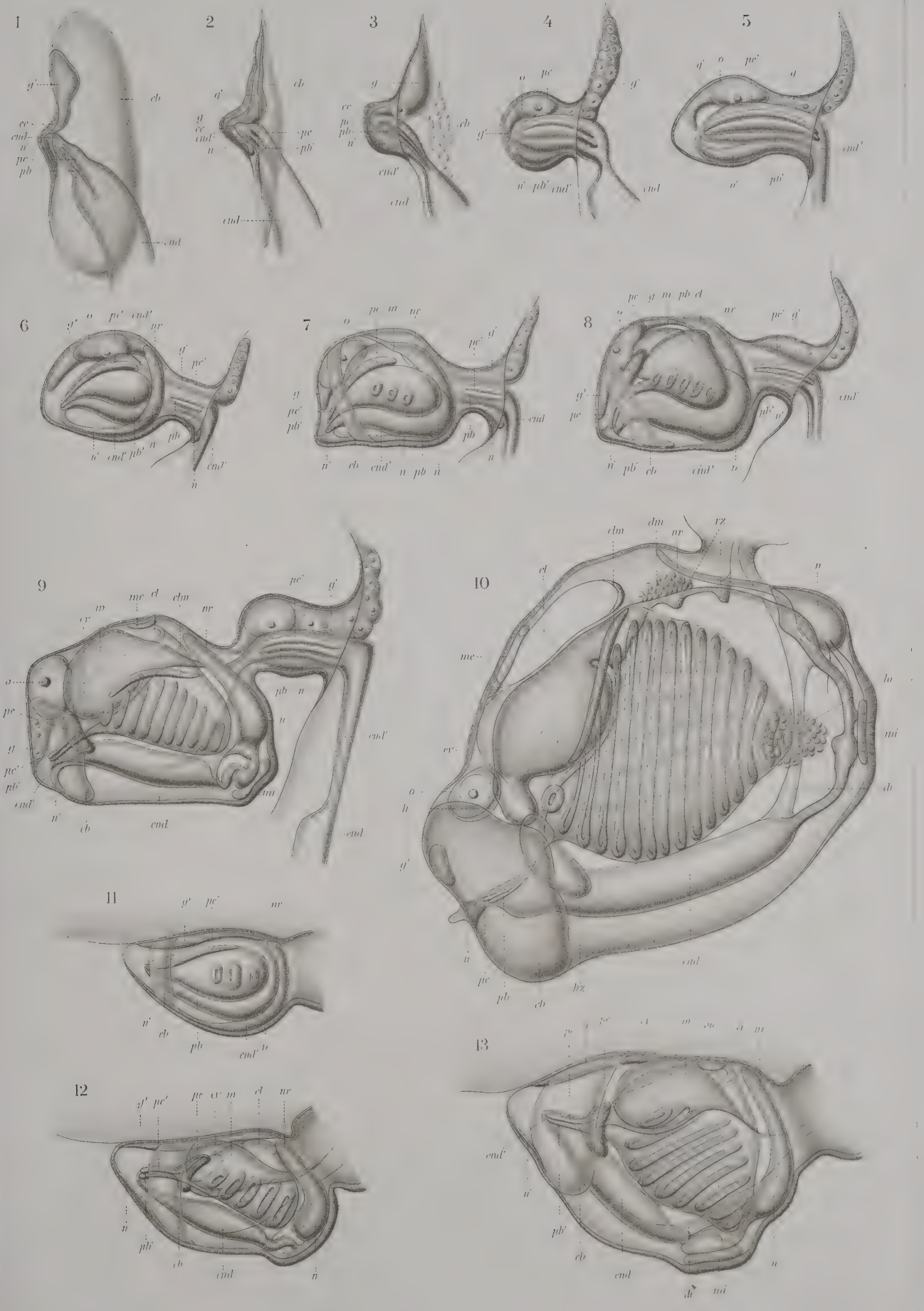
P. giganteum.

(Tafel IV.)

Fig. 1—10. Aufeinander folgende Knospenstadien am Stolo prolifer von *P. giganteum.*

„ 11—13. Drei aufeinander folgende jüngere Primärknospenstadien vom Stolo prolifer des Cyathozooids von *P. giganteum.*

Alle Figuren 1 : 100.



Neumann del. Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Taf. IV.
Pyrosoma giganteum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XXXVII.

(Tafel V.)

Tafel XXXVII.

(Tafel V.)

P. Agassizi und *P. giganteum.*

Fig. 1. Querschnitt durch den distalen Abschnitt der Taf. XXXIII, Fig. 9 gezeichneten Knospe von *P. Agassizi.*

„ 2. Querschnitt durch den distalen Abschnitt eines Knospenstadiums von *P. Agassizi,* welches etwas älter als das Taf. XXXIII, Fig. 9 gezeichnete ist.

„ 3 u. 4. Querschnitte durch den Taf. XXXVI, Fig. 2 dargestellten Stolo

„ 5. Querschnitt durch den Taf. XXXVI, Fig. 4 dargestellten Stolo

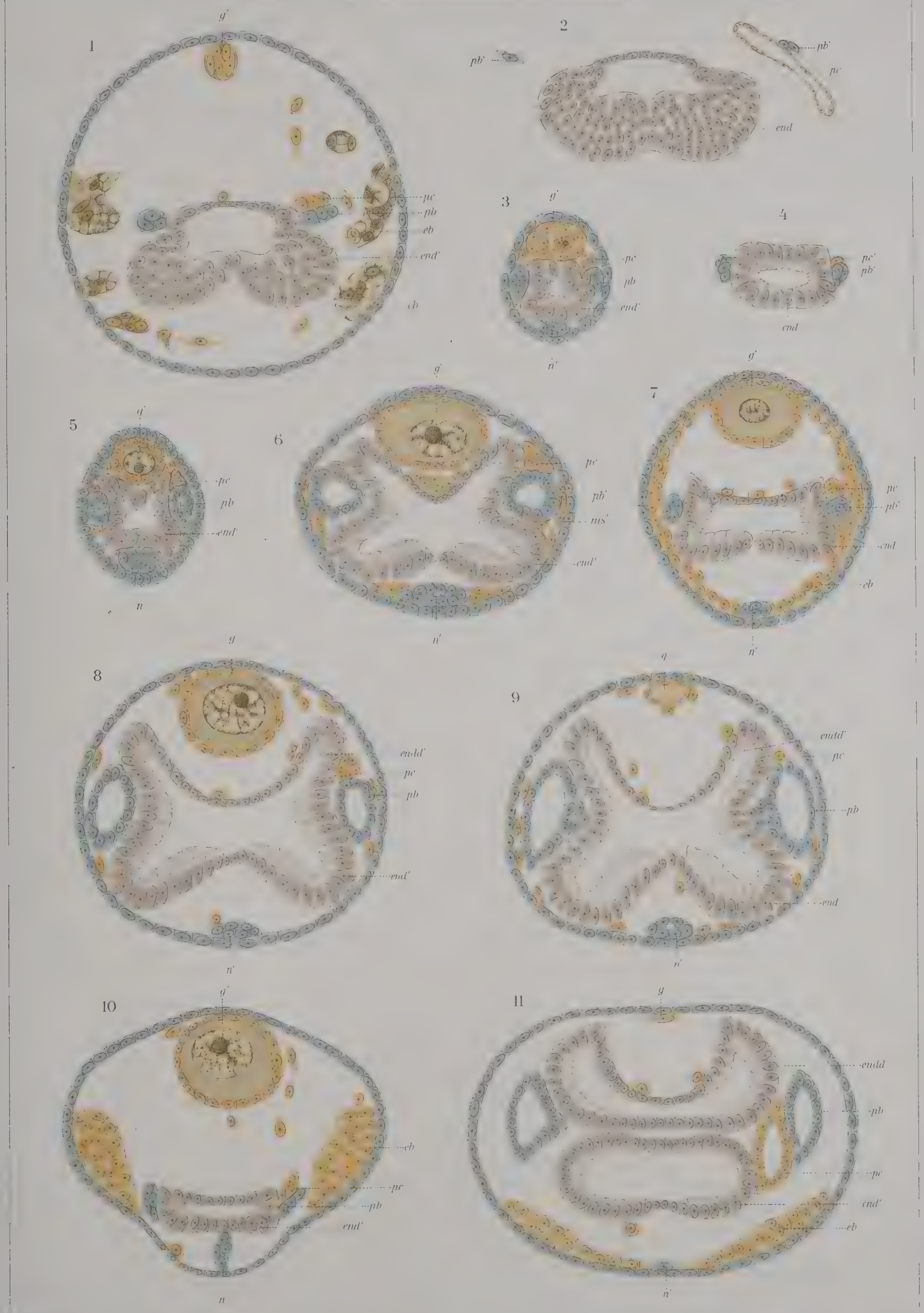
„ 6. Querschnitt durch das Taf. XXXVI, Fig. 5 dargestellte Knospenstadium

„ 7—9. Querschnitte durch das Taf. XXXVI, Fig. 6 gezeichnete Knospenstadium

„ 10 u. 11. Querschnitte durch das Taf. XXXVI, Fig. 8 dargestellte Knospenstadium.

} von *P. giganteum.*

Alle Figuren 1:300. Schnittanordnung distal-proximal.



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Taf. V.

Fig. 1 u. 2 Pyrosoma Agassizi; Fig. 3-11 Pyrosoma giganteum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XXXVIII.

(Tafel VI.)

Tafel XXXVIII.

(Tafel VI.)

P. giganteum.

Fig. 1 u. 2. Querschnitte durch das Taf. XXXVI, Fig. 8 dargestellte Knospenstadium. 1:300.

„ 3. Querschnitt durch das distale Ende des Taf. XXXVI, Fig. 10 dargestellten Knospenstadiums. 1:300.

„ 4. Frontaler Längsschnitt durch das distale Ende eines Knospenstadiums, welches etwas älter ist als das Taf. XXXVI, Fig. 9 dargestellte. 1:200.

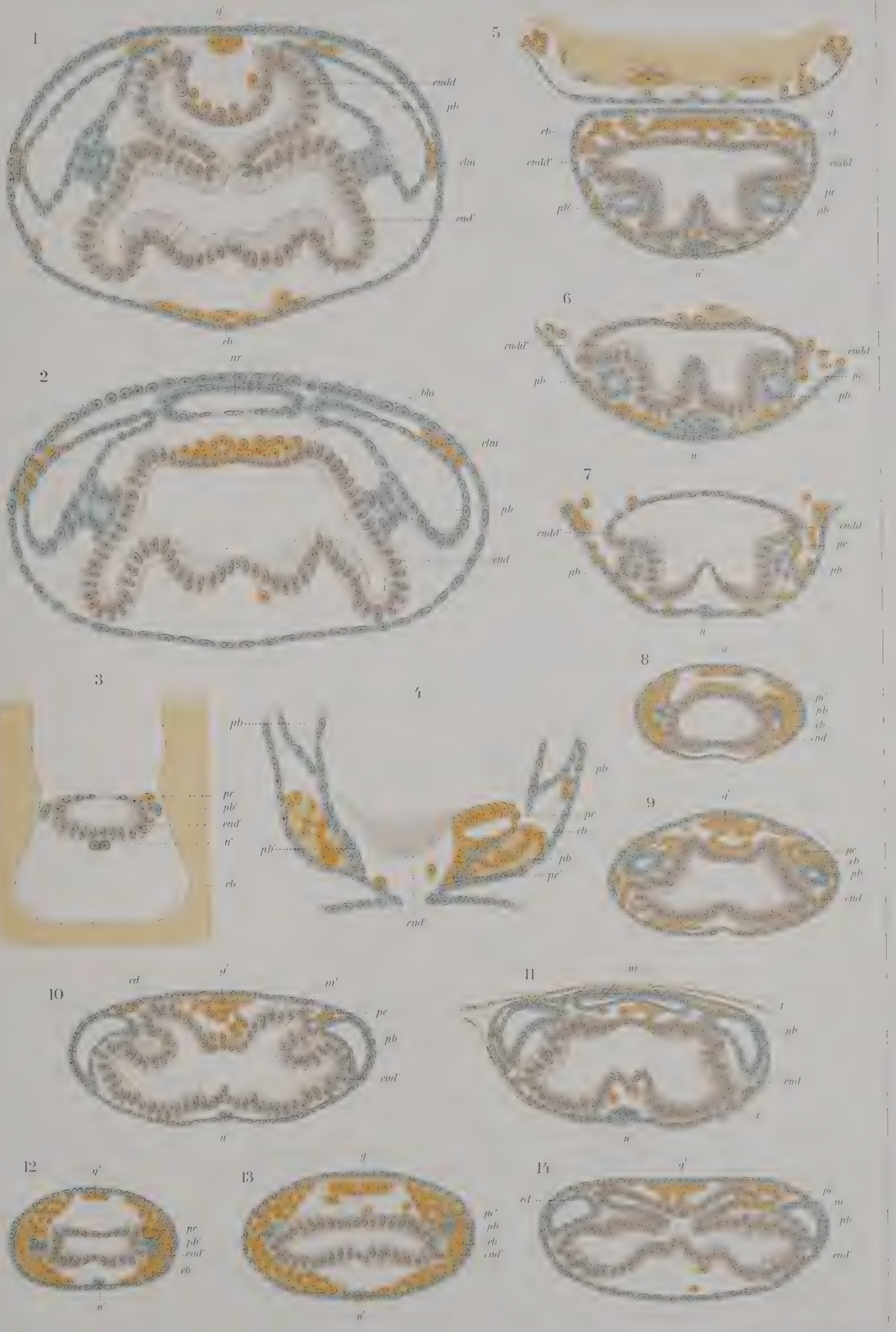
„ 5. Querschnitt durch das distale Ende einer zungenförmigen Keimscheibe, welche etwas jünger ist als die von KOWALEVSKY (1875) Fig. 36 gezeichnete.

„ 6 u. 7. Querschnitte durch eine Primärknospe aus einer Ascidiozooidenkette (Stolo eines Cyathozooids), welche etwa dem Stadium F—G bei SALENSKY entspricht.

„ 8—11. Querschnittserie durch eine proximale Primärknospe, welche etwa der Taf. XXXVI, Fig. 11 dargestellten distalen entspricht, aus einer Ascidiozooidenkette, welche etwa dem Stadium Ga bei SALENSKY gleicht.

„ 12—14. Querschnitte durch eine distale Primärknospe aus einer Ascidiozooidenkette, welche dem Stadium G—H bei SALENSKY entspricht.

Fig. 5—14 1:200. Alle Schnitte von Serien sind distal-proximal angeordnet.



Werner u. Winter Frankfurt a/M.

Taf. VI.
Pyrosoma giganteum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XXXIX.

(Tafel VII.)

Tafel XXXIX.

(Tafel VII.)

P. giganteum.

Fig. 1—3. Querschnitte durch eine distale Primärknospe aus einer Ascidiozooidenkette, welche dem Stadium G—H bei Salensky entspricht. Fortsetzung von Taf. XXXVIII, Fig. 12—14. Nur die dorsalen Teile sind dargestellt.

„ 4—7. Querschnitte durch eine distale Primärknospe aus einer etwa jüngeren Ascidiozooidenkette, welche etwa dem Stadium G bei Salensky und Kowalevsky Fig. 46 entspricht.

„ 8—15. Querschnitte durch die zweite proximale Primärknospe, welche etwas jünger als die Taf. XXXVI, Fig. 12 dargestellte distale ist, aus einer Ascidiozooidenkette, welche dem Stadium H bei Salensky entspricht.

„ 16 u. 17. Querschnitte durch den distalen Teil der dritten (vorletzten) Primärknospe, welche der Taf. XXXVI, Fig. 12 dargestellten distalen entspricht, aus einer Ascidiozooidenkette, welche zwischen den Stadien H und J bei Salensky liegt.

„ 18. Querschnitt durch den distalen Teil einer distalen Primärknospe, aus einer Ascidiozooidenkette, welche dem Stadium J bei Salensky entspricht.

„ 19—22. Querschnitte durch den Taf. XL, Fig. 16 dargestellten vorderen Teil einer jungen Keimscheibe (etwas jünger als die Fig. 28 bei Kowalevsky dargestellte).

„ 23—26. Querschnitte durch den Taf. XL, Fig. 17 dargestellten vorderen Teil einer etwas älteren Keimscheibe (etwas älter als die Fig. 28 bei Kowalevsky dargestellte).

Fig. 1—18 1:200; Fig. 14—26 1:100.

Neumann del. Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Taf. VII.
Pyrosoma giganteum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XL.

(Tafel VIII.)

Tafel XL.

(Tafel VIII.)

P. giganteum und *P. Agassizi.*

Fig. 1—5. Querschnitte durch den Taf. XL, Fig. 18 dargestellten vorderen Teil einer älteren Keimscheibe (etwas älter als die Fig. 30 bei KOWALEVSKY dargestellte).

„ 6—10. Querschnitte durch den Taf. XL, Fig. 19 dargestellten vorderen Teil einer älteren Keimscheibe (etwas jünger als die Fig. 36 bei KOWALEVSKY dargestellte).

„ 11—15. Querschnitte durch den Taf. XL, Fig. 20 dargestellten vorderen Teil einer älteren Keimscheibe (welche der Fig. 36 bei KOWALEVSKY dargestellten entspricht).

Fig. 1—15 1:100.

„ 16—20. Fünf Entwickelungsstadien der Cloacalöffnung des Cyathozooids, welche den Schnitten Taf. XXXIX, Fig. 19—26, Taf. XL, Fig. 1—15 entsprechen. 1:150.

„ 21. Einer jener „Flecke" (Gruppe degenerierter Zellen?) aus der Peribranchialwand von *P. giganteum.* 1:240.

„ 22. Teil des dorsalen Muskelbündels von *P. Agassizi.* 1:200.

„ 23. Nervenendigung des 7. Nerven am Dorsalende des Cloakenmuskels bei einem Ascidiozooide von *P. Agassizi* ohne Mantelgefäße. 1:100. *Uebergang der Nerven- in die Muskelfasern.

„ 24. Nervenendigungen des 7. Nerven am Dorsalende des Cloakenmuskels bei einem Ascidiozooide von *P. Agassizi* mit Mantelgefäß. 1:100. *mf* Muskelfasern, *nf* Nervenfasern, *np* plattenförmige Verbreiterungen der Nervenfasern beim Ansatz an die Muskelfasern.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

Taf. VIII.

Fig. 1-21 Pyrosoma giganteum; Fig. 22-24 Pyrosoma Agassizi.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XLI.

(Tafel IX.)

Tafel XLI.

(Tafel IX.)

P. verticillatum und *P. Agassizi.*

Fig. 1. Erwachsenes Ascidiozooid von *P. verticillatum.* 1 : 30.

„ 2. Wanderknospe von *P. verticillatum* mit Phorocyten *(ph).* 1 : 75.

„ 3. Darmtraktus von *P. Agassizi* mit pigmentiertem Oesophagus und Magengrunde. 1 : 30.

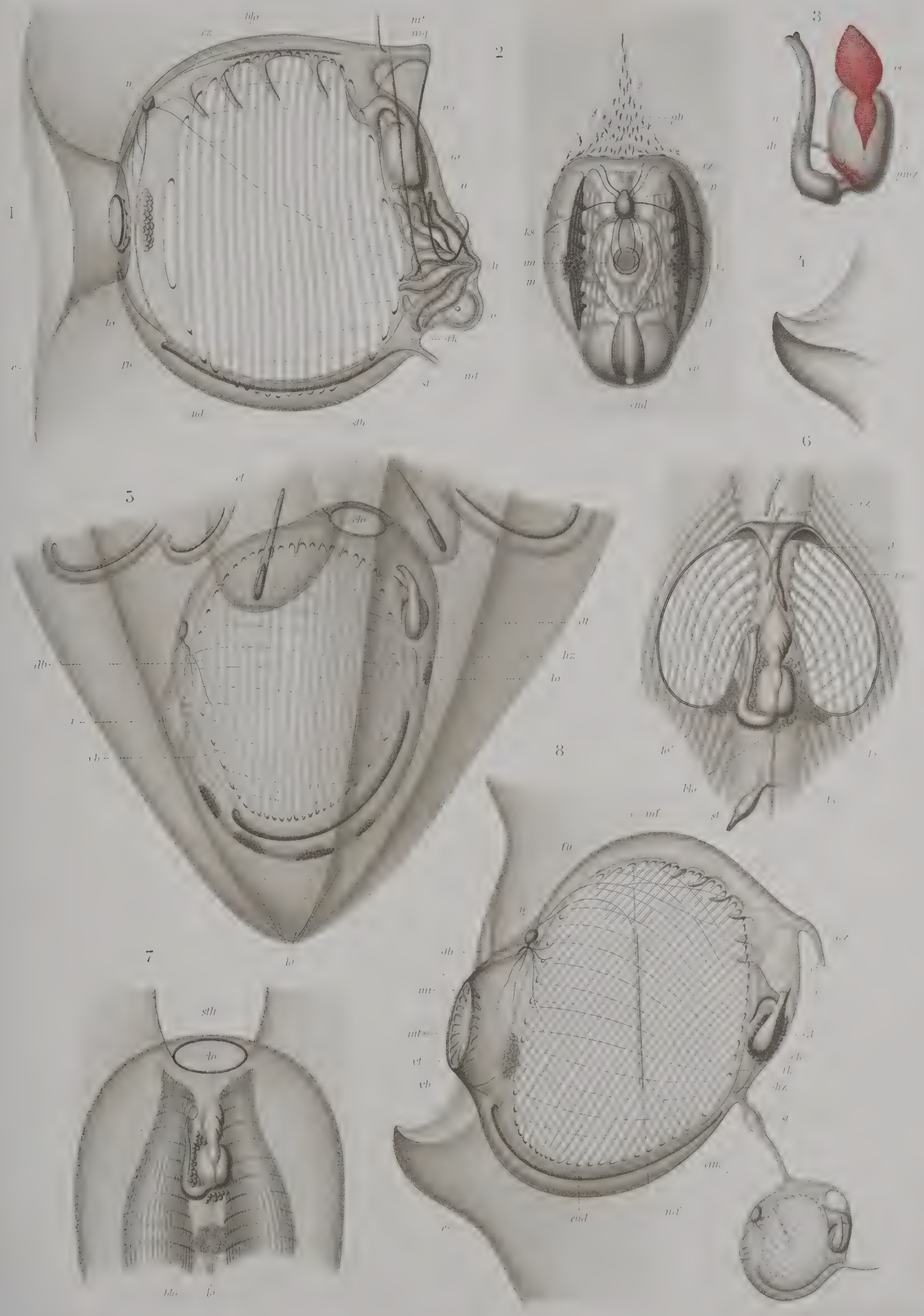
„ 4. Ventraler Mantelfortsatz von *P. Agassizi* (von rechts oben gesehen). 1 : 20.

„ 5. Spitze einer jungen, 5 cm langen Kolonie von *P. Agassizi* mit nur einem und zwar merkwürdig umgebildeten Ascidiozooid. 1 : 20.

„ 6. Cloacalöffnung von *P. Agassizi* mit Dorsalzipfel (Rückansicht). 1 : 20.

„ 7. Rückansicht des in Fig. 5 gezeichneten, eigenartig umgebildeten Ascidiozooids aus der Spitze einer Kolonie von *P. Agassizi.* 1 : 20.

„ 8. Erwachsenes Ascidiozooid von *P. Agassizi.* 1 : 20.



Taf. IX.

Fig. 1 u. 2 Pyrosoma verticillatum nov. spec.; Fig. 3-8 Pyrosoma Agassizi.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XLII.

(Tafel X.)

Tafel XLII.

(Tafel X.)

P. spinosum und *P. atlanticum.*

Fig. 1. Altes Ascidiozooid von *P. spinosum.* 1 : 16.

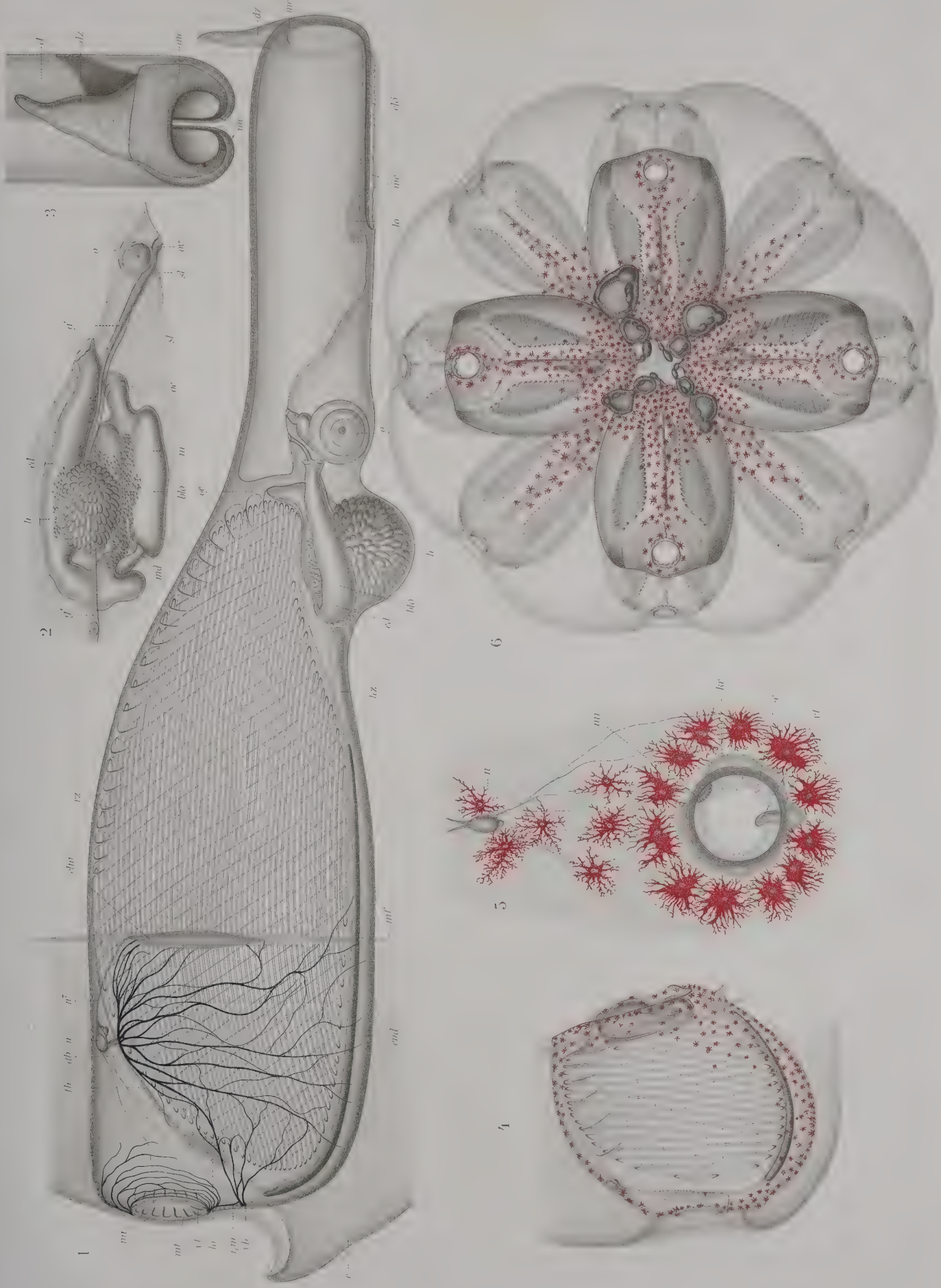
„ 2. Darmtraktus und Geschlechtsorgane eines jungen Ascidiozooids von *P. spinosum* von der Ventralseite. 1 : 20.

„ 3. Cloacalöffnung von *P. spinosum.* Aufsicht. 1 : 16.

„ 4. Ascidiozooid von *P. atlanticum* von der Seite, mit Pigmenten. 1 : 25.

„ 5. Mundfeld und Stirnfläche eines Ascidiozooids von *P. atlanticum* mit Pigmenten. 1 : 45.

„ 6. Die 4 Primärascidiozooide und 8 Ascidiozooide der zweiten Etage einer jungen, 1 cm langen Kolonie von *P. atlanticum*, von der Ventralseite. 1 : 20.



Neumann del

Werner u. Winter, Frankfurt a. M.

Taf. X.

Fig. 1-3 Pyrosoma spinosum; Fig. 4-6 Pyrosoma atlanticum.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel XLIII.

(Tafel XL.)

Tafel XLIII.

(Tafel XI.)

P. operculatum, triangulum, giganteum und *Agassizi.*

Fig. 1. Erwachsenes Ascidiozooid von *P. operculatum.* 1 : 20.

„ 2. Erwachsenes Ascidiozooid von *P. triangulum.*

„ 3. Querschnitt durch den Oesophagus von *P. giganteum* (folgende Figur). *up* unpaarer Muskel. 1 : 100.

„ 4. Darmtraktus von *P. giganteum* mit pigmentiertem Oesophagus. 1 : 10.

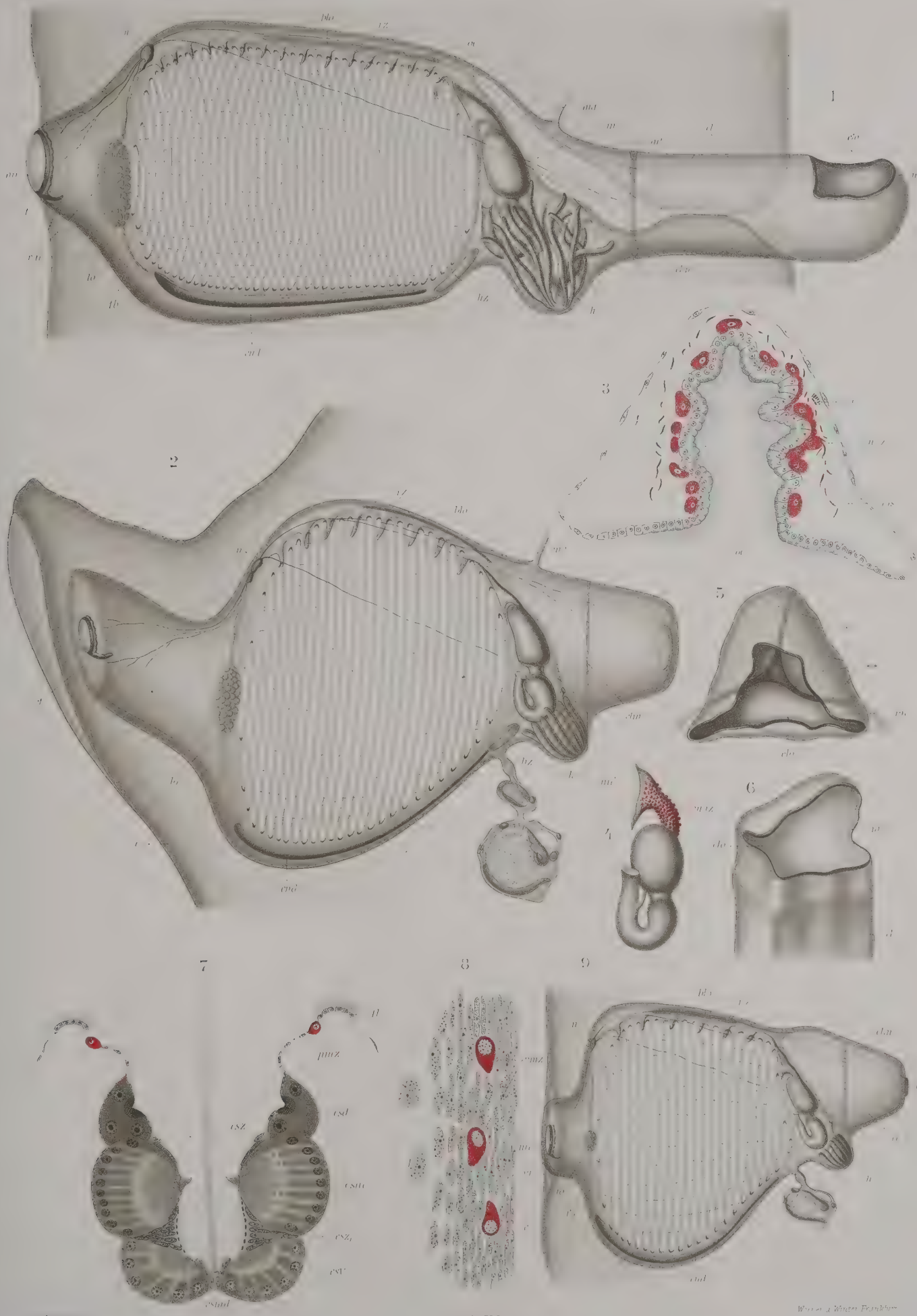
„ 5. Cloacalöffnung von *P. operculatum* bei Aufsicht. Man sieht den dreieckig verengten Querschnitt der Cloake im Hintergrunde. 1 : 30. *Kontur des Querschnittes der Cloake, wo die Cloacalklappe ansetzt. **Engster, weiter proximal gelegener Querschnitt der Cloake (vergl. Fig. 1).

„ 6. Cloacalöffnung von *P. operculatum* von der Dorsalseite. 1 : 25.

„ 7. Querschnitt durch den Endostyl von *P. Agassizi.* 1 : 300. *esd* Dorsalstreifen, *esm* Mittelstreifen, *esmd* Medianstreifen, *esv* Ventralstreifen, *esz* dorsale Zwischenstreifen, *esz'* ventrale Zwischenstreifen.

„ 8. Stück des Flimmerbogens von *P. giganteum* von der Fläche. 1 : 600.

„ 9. Junges Ascidiozooid von *P. triangulum.* 1 : 20.



Taf. XI.

Fig. 1, 5, 6 Pyrosoma operculatum nov. spec.; Fig. 2 u. 9 Pyrosoma triangulum nov. spec.; Fig. 3, 4, 8 Pyrosoma giganteum; Fig. 7 Pyrosoma Agassizi.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel XLIV.

(Tafel XII.)

Tafel XLIV.

(Tafel XII.)

P. verticillatum, aherniosum und *giganteum.*

Fig. 1. 2 cm lange, neunreihige Kolonie von *P. verticillatum*. 1:4½. Ueber Knospenanordnung vgl. S. 303. Ueber die geschlechtlichen Verhältnisse dieser Kolonie vgl. S. 316. Man sieht zwischen der 1. u. 2. und zwischen der 2. u. 3. Reihe Knospen, in einzelnen Ascidiozooiden das (weiße) Ei.

„ 2. 1,5 cm lange Kolonie von *P. Agassizi.* 1:6. Sie zeigt, wie bei dieser Art oft schon in frühen Stadien der Stockbildung die ältesten Etagen durch dazwischen entstehende jüngere Ascidiozooidringe getrennt werden. Die zweitälteste Etage (*II*) liegt, durch jüngere getrennt, fast am offenen Ende der Kolonie. Auch ventral vor den 4 Primärascidiozooiden (*I*) liegen bereits jüngere Tiere. Vgl. S. 301/2.

„ 3. Dreireihige Kolonie von *P. verticillatum* mit 2 Wanderknospen (*wk*) an der linken Seite des mittleren und (im Bilde) linken (Mutter-)Primärascidiozooids (vgl. S. 296 u. 305 ff.). Die ältesten Knospen (*k*) der beiden anderen Primärascidiozooide (des rechten und hinteren Tieres) stehen unmittelbar vor der Abschnürung.

„ 4. 1,7 cm lange, 6-reihige Kolonie von *P. verticillatum.* 1:4. Man beachte die charakteristischen breiten Mantelzwischenstücke zwischen den einzelnen Ringen, in denen nirgends Knospen fixiert sind (vgl. S. 390 ff.).

„ 5—10. Verschiedene aufeinanderfolgende Stadien der Stockbildung (zu S. 296 ff.). Fig. 6—10 vom offenen Ende der Kolonie gesehen. Alle Figuren 1 : 12.

„ 5. Erwachsene Viererkolonie von *P. giganteum* von der Ventralseite, der Spitze der zukünftigen Kolonie. Man sieht 4 abschnürungsfähige Knospen am Stolo.

„ 6. Junge Kolonie von 1½ Etagen, d. h. 4 Primärascidiozooide (*Pa*) in der 1. Reihe und 4 Tochterascidiozooide 1. Ordnung (*1*) im Zwischenraume links vom Muttertier eine zweite Etage aufbauend. *P. verticillatum.*

„ 7. Junge Kolonie von 1¾ Etagen, d. h. die zweite Etage besteht aus 4 älteren Tochterascidiozooiden erster und 2 jüngeren eben erst fixierten Wanderknospen zweiter Ordnung. Die beiden noch fehlenden, in der Figur nicht sichtbaren Knospen 2. Ordnung sind bereits abgeschnürt und haben schon den halben Weg zurückgelegt. *P. verticillatum.*

„ 8. Junge Kolonie von 2 Etagen. Die 4 älteren Tochterascidiozooide 1. Ordnung (1) unterscheiden sich noch deutlich in der Größe von den 4 jüngeren 2. Ordnung (*2*). *P. giganteum.*

„ 9. Junge Kolonie von 2½ Etagen. 4 Wanderknospen 3. Ordnung (*3*) haben sich in einer 3. Etage rechts (Ausnahmestellung, vgl. S. 299) neben dem ältesten Schwestertier (1. Ordnung) fixiert. *P. verticillatum.*

„ 10. Junge Kolonie von 3 Etagen (vgl. Fig. 3). 4 Wanderknospen 4. Ordnung haben die 3. Etage (mit 8 Ascidiozooiden) vollendet. Sie sind in der Größe noch von den Ascidiozooiden 3. Ordnung zu unterscheiden. *P. giganteum. Pa* = Primärascidiozooide; *1, 2, 3, 4* = Knospen 1.—4. Ordnung; *I, II, III* = 1., 2., 3. Etage dem Alter nach.

Fig. 1.

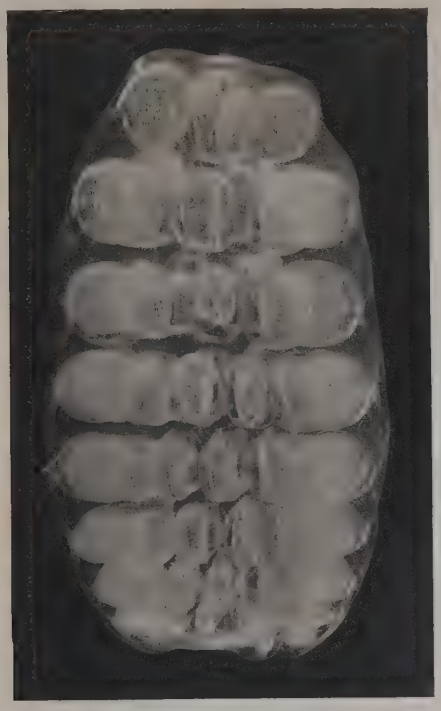


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 5.

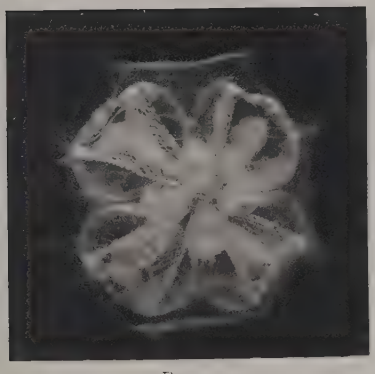


Fig. 6.

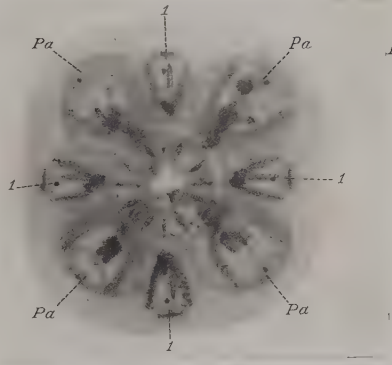


Fig. 7.

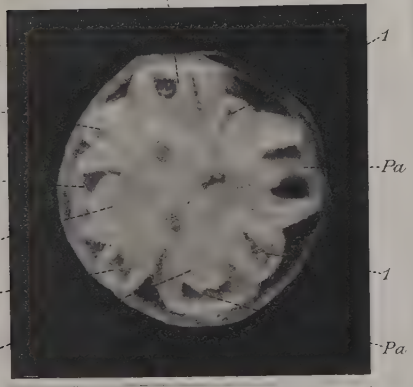


Fig. 8.

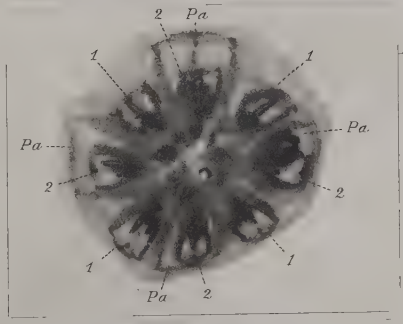


Fig. 4.

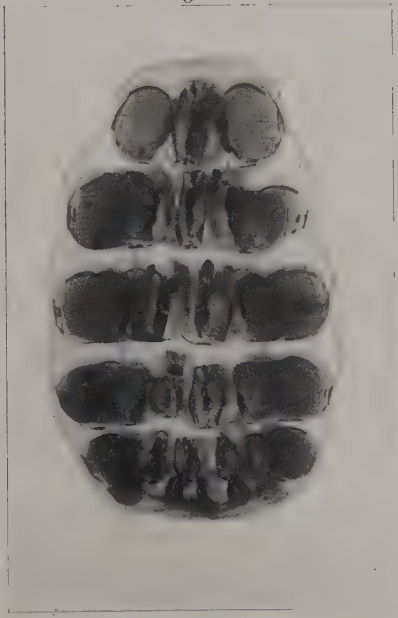


Fig. 9.

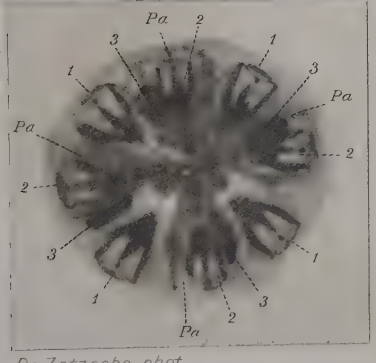
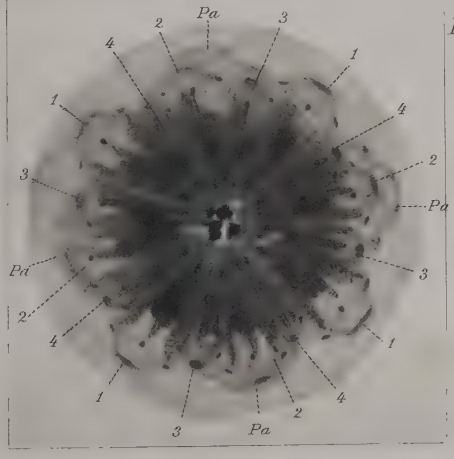


Fig. 10.



Dr. Zetzsche phot.

Taf. XII.

Fig. 1, 3, 4, 6 – 9 P. verticillatum, Fig. 2 P. aherniosum, Fig. 5 u. 10 P. giganteum.

DEUTSCHE TIEFSEE-EXPEDITION.

Reiseweg der „Valdivia"

vom 1. August 1898 bis zum 1. Mai 1899.

Zeichenerklärung.

—(15)— *Stationen*

3920 *Tiefen in Meter*

2/III *Datum*

——— *Reiseweg*

P. Agassizi
P. spinosum
P. verticillatum
P. atlanticum
P. giganteum
P. aherniosum
P. operculatum
P. triangulum

Verlag von Gustav Fischer in Jena. P. Weise, Lith., Jena

LIBRARY
FISH & WILDLIFE SERVI
PACIFIC OCEANIC FISHER
INVESTIGATIONS